BIOLOGISCHE STUDIENBÜCHER

I

GÜNTHER JUST

PRAKTISCHE ÜBUNGEN ZUR VERERBUNGSLEHRE

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

Biol.
J.

BIOLOGISCHE STUDIENBÜCHER
HERAUSGEGEBEN VON PROF. DR. WALTHER SCHOENICHEN
BAND 1

PRAKTISCHE ÜBUNGEN ZUR VERERBUNGSLEHRE

FÜR STUDIERENDE, ÄRZTE UND LEHRER

IN ANLEHNUNG AN DEN LEHRPLAN
DES ERBKUNDLICHEN SEMINARS
VON PROF. DR. HEINRICH POLL

VON

DR. GÜNTHER JUST
KAISER-WILHELM-INSTITUT FÜR
BIOLOGIE IN BERLIN-DAHLEM

MIT 37 ABBILDUNGEN IM TEXT

KASSEL 1837

210389
18. 3. 27

1923
VERLAG VON THEODOR FISHER
FREIBURG I. BR.

Alle Rechte vorbehalten.
Copyright 1923 by Theodor Fisher Verlag in Freiburg i. Br.

Altenburg, S.-A.
Pierersche Hofbuchdruckerei
Stephan Geibel & Co.

Germany

Vorwort.

Die vorliegende Schrift versucht den Anfänger auf dem Gebiete der Vererbungslehre mit den wichtigsten Methoden der exakten Forschung durch eigene Arbeit vertraut werden und ihn so leichter, als es vielleicht sonst möglich ist, das notwendigste Rüstzeug für selbständige Weiterarbeit gewinnen zu lassen. Das Büchlein ist also eine Einführung; irgendwelche Vollständigkeit ist nicht sein Ziel. Ebensowenig stellt es eine Zusammenfassung der Grundtatsachen der Vererbungslehre dar; es wendet sich vielmehr an solche, die sich mit diesen Tatsachen bereits bekannt gemacht haben oder doch gleichzeitig bekannt machen.

Der Stoff zerfällt in 18 Übungen, die fast sämtlich gar keine, sonst nur geringe Kosten und Vorbereitungen erfordern und die jede in 1—1½ Stunden erledigt werden können, obwohl die Besprechung alles Hin und Wider bei lebhafter Beteiligung der Kursisten mitunter eine Verteilung des Stoffes auf mehr Stunden nötig machen wird, als ursprünglich beabsichtigt war. Wenn, wie im Seminar für Erbkunde an der Universität Berlin, die Übungen in der Weise auf zwei Semester verteilt werden, daß in dem einen Übungen zur allgemeinen Vererbungslehre, in dem anderen solche zur menschlichen Erbkunde abgehalten werden, so muß, was leicht getan ist, eine entsprechende Neueinteilung des Stoffes vorgenommen werden, der hier im Interesse der Einheitlichkeit der Darstellung und der leichteren Benutzbarkeit des Büchleins zusammenhängend abgehandelt ist. Ebenso muß die Auswahl von Übungen für Zwecke des biologischen Unterrichts an höheren Schulen dem Ermessen des einzelnen Lehrers anheimgestellt werden, da sie ja je nach den speziellen Verhältnissen verschieden ausfallen muß.

Das Ganze ist in einer gewissen Breite geschrieben. Der Unterrichtserfahrene weiß, daß Lehre nie ausführlich genug sein kann, und wenn manchem Leser gar zu viele Selbstverständlichkeiten ausdrücklich gesagt zu sein scheinen, so wird ein anderer um so dankbarer sein, daß Dinge gesagt werden, die ja »eigentlich« jeder wissen müßte, erfahrungsgemäß aber mancher eben doch nicht weiß.

Die Darstellung lehnt sich in den variationsstatistischen Teilen eng an Johannsens und Langs Handbücher an; zur Übung 8 hat Herr Geheimrat C. Correns freundlichst alle Angaben zur Verfügung gestellt; im übrigen bringt ein Anhang für die einzelnen Übungen die notwendigen Nachweisungen.

Das Büchlein ist aus den schon einmal genannten Übungen des Seminars für Erbkunde in Berlin hervorgewachsen, wie sie seit einer Anzahl von Jahren zuerst Herr Professor Dr. Poll allein, später gemeinsam mit dem Unterzeichneten abgehalten hat und wie sie in

Lehrerfortbildungs- und Volkshochschulkursen mannigfach erprobt werden konnten. Wenngleich für die Niederschrift vieles erst ausgearbeitet, anderes geändert, gestrichen, ergänzt wurde, so geht das Büchlein doch, wie ausdrücklich und dankbar hervorgehoben sei, vielfältig auf den Lehrplan des Seminars zurück. Auch die Beigabe der Fluchtlinientafel ist auf Herrn Professor Polls Anregung geschehen.

Schließlich seien auch der Herr Herausgeber und der Herr Verleger für ihr stets entgegenkommendes Interesse an dem kleinen Buch meines Dankes versichert.

Berlin-Dahlem, im März 1923.

Günther Just.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Vorwort 3

I. Teil. Variationsanalyse.

Übung 1. Kontinuierliche Variation. Mittelwert 7
„ 2. Fortsetzung der vorigen Übung. Streuung 14
„ 3. Fortsetzung und Ergänzung der vorigen Übung. Zufallsapparat. Mittlerer Fehler des Mittelwertes 21
„ 4. Vergleich zweier Variationszahlen mittels *m* 28
„ 5. Kontinuierliche Variation beim Menschen 31
„ 6. Diskontinuierliche Variation 32

II. Teil. Kreuzungsanalyse.

„ 7. Ausführung eines Mendel-Versuchs mit *Drosophila melanogaster* 33
„ 8. Ausführung eines Mendel-Versuchs mit *Urtica* 40
„ 9. Glasperlen-Versuch über die Zufallsverteilung der Gene . . . 42
„ 10. Die Prüfung von Mendel-Zahlen 43
„ 11. Analyse von Kreuzungsfällen. Fall 1 50
„ 12. „ „ „ Fall 2 57
„ 13. „ „ „ Fall 3 und 4 59

III. Teil. Erbanalyse beim Menschen.

„ 14. Stammbaum und Ahnentafel 62
„ 15. Stammbaum-Analyse 1 65
„ 16. Stammbaum-Analyse 2 71
„ 17. Geschwister-Methode 72
„ 18. Probanden-Methode. Reduktions-Methode 77

Quellen- und Literaturnachweis 83

Register 87

I. Teil. Variationsanalyse.

Übung 1.

Kontinuierliche Variation. Mittelwert.

Material und Aufgabe.

Jeder Kursteilnehmer erhält 100 Bohnen oder getrocknete Pflaumenkerne.

Die Länge der Bohnen bzw. Kerne ist festzustellen.

Mittels einer Schubleere — solche lassen sich leicht aus Blechstücken und Stücken eines in 10 cm lange Teile zerschnittenen Holzlineals herstellen (Abb. 1) — mißt jeder Teilnehmer Bohne für Bohne bzw. Kern

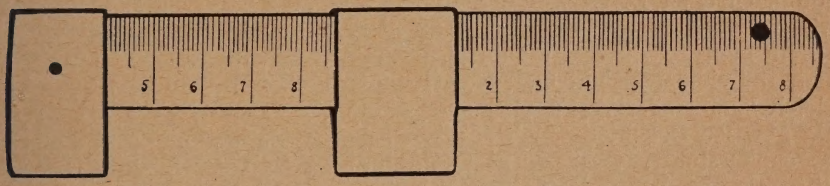


Abb. 1. Selbstherzustellende Schubleere (Modell von H. Poll).

für Kern sorgfältig und bucht jede einzelne Messung in einer nach steigenden Zahlen geordneten Übersicht, wie es die folgende, aus willkürlich gewählten Zahlen aufgebaute Tabelle zeigt. Dabei empfiehlt es sich, um Messung und Rechnung nicht allzu langwierig zu gestalten,

Länge . .	21,5	22,5	23,5	24,5	25,5	26,5	27,5
Anzahl . .	1	8	19	22	17	6	3

ein Exemplar immer dann z. B. als 23 mm zu buchen, wenn es eine Länge von 23,0 bis 23,9 mm besitzt, von 24,0 bis 24,9 als 24 mm usw., die Messungen also in Klassen von 1 mm Spielraum einzuteilen. Wenn die Messungen dann beendet sind, ändert man alle Klassenangaben in 23,5, 24,5 usw. um. Man kann auch die Exemplare von gleicher Länge, eines über das andere, in Gruppen zusammenlegen, so daß sofort ein anschauliches Bild der Größenverschiedenheiten entsteht, und danach erst die Tabelle anfertigen. Zum Schluß sind die von sämtlichen Teilnehmern gefundenen Zahlen für die Längenverschiedenheiten zu einer Gesamttabelle zusammenzuwerfen.

Auswertung.

I. Übersicht über die Grundtatsachen.

1. Es zeigt sich, daß nicht jedem Kern die gleiche Länge zukommt: die Kernlänge ist eine variable Größe. Diese Variabilität finden wir immer wieder, wenn wir Eigenschaften organischer Wesen — besser gesagt: wenn wir Vorgänge physiologischer oder morphogenetischer Art — zu beobachten und zu beschreiben haben. Selten oder niemals lassen sich Merkmale von Organismen als konstante Größen zahlenmäßig vollständig ausdrücken, sondern nur als Größen, die innerhalb gewisser Grenzen schwanken, die eine bestimmte, umfangreichere oder geringere Variationsbreite besitzen.

2. Die Variation unserer Kerne stellt sich als eine kontinuierliche Variation dar. Eine solche ist dadurch ausgezeichnet, daß die Maße der einzelnen Varianten allmählich, kontinuierlich, ineinander übergehen, etwa von 21,0 an langsam bis 28,0 ansteigend. Hätten wir, statt die Kernlängen zu messen, etwa die Randblüten eines Korbblütlers, z. B. des Gänseblümchens, ausgezählt, so hätten wir für jedes Individuum immer eine ganze Zahl, 30 oder 31 z. B., als Angabe seines individuellen Merkmals erhalten; eine solche ganzzahlige Variation kann man auch eine diskontinuierliche Variation nennen. Bei kontinuierlicher Variation muß man, um das Material untersuchen zu können, die Individuen in Klassen gruppieren, so wie wir sie vorhin als 21,5, 22,5 usw. gebucht haben. Tatsächlich begeht man bei dieser Einteilung in Klassen fortwährend Fehler, indem man Individuen zu ein und demselben Längenmaß zählt, die gar nicht gleich lang sind. Wenn man aber überlegt, daß solchen Werten, die um gewisse Bruchteile kleiner als beispielsweise 21,5 mm sind, andere gegenüberstehen werden, die um ähnliche Beträge größer sind als 21,5 mm, so kann die natürlich immer noch vorhandene, aber doch verhältnismäßig kleine Ungenauigkeit, die man bei dieser Einordnung der Individuen begeht, vernachlässigt werden, so daß die Klassenwerte, wenn ihre Spielräume nur entsprechend klein gewählt worden sind, als genügend genauer Ausdruck der tatsächlichen Verhältnisse bei kontinuierlicher Variation gelten können.

3. Drittens zeigt sich, daß sich die Individuen nicht gleichmäßig auf die einzelnen Variantenklassen verteilen. Vielmehr häufen sich die Individuen in der Mitte der Tabelle, während nach rechts und links hin die Zahlenwerte absinken, und zwar kann das nach beiden Seiten hin annähernd in gleicher Stärke geschehen. Die Individuenzahlen ordnen sich also um einen etwa in der Mitte der Übersicht stehenden größten Längenwert, der somit die meisten Einzelfälle auf sich vereinigt, oder auch um zwei unter sich ungefähr gleich große größte Werte.

Graphische Darstellung. Anschaulich spiegelt sich diese Verteilung in einem Diagramm (Schaubild). Man trägt auf Millimeterpapier auf einer geraden Linie (Abszisse) in gleichen Abständen (etwa 1 cm) Markierungen ab, die den einzelnen Variantenklassen entsprechend (also z. B. mit den Zahlen 21,5 bis 27,5) bezeichnet werden. Senkrecht über jedem Markierungspunkt wird ein Punkt um so viele

Maßeinheiten (z. B. Millimeter) von der Abszisse entfernt eingetragen, als Individuen in der betreffenden Variantenklasse vorhanden sind. Wenn man dann je zwei nebeneinander gelegene Punkte miteinander verbindet, so erhält man als graphischen Ausdruck der Zahlenverhältnisse ein Variationspolygon.

II. Exakte Auswertung. A. Der Mittelwert.

Das Variationspolygon kann als exakte Darstellung der von uns beobachteten Tatsachen gelten. Es liegt uns aber daran, unsere Darstellung zu vertiefen, und ferner, zu einer zahlenmäßigen Antwort auf die Frage nach der Länge unserer Kerne zu gelangen, daran also, das Variationspolygon durch einen formelhaften Ausdruck, eine Variationsformel, zu ersetzen, die das gleiche, ja noch mehr aussagt als das aus den nackten Zahlen aufgebaute Polygon.

Es wäre nur eine ungenaue, bloß einen Orientierungswert darstellende Angabe, die meisten Kerne seien soundso lang und über jenen Mindest- und jenen Höchstwert käme keine heraus. Besser wäre — als erster Schritt zur zahlenmäßigen Erfassung unseres Materials — eine Angabe über die durchschnittliche Größe jedes einzelnen Exemplares, über den Mittelwert also der Variationsreihe. Zu dieser Angabe müßten dann weitere treten, aus denen man die Variationsgrenzen ersehen könnte und ferner die Art und Weise, in welcher sich innerhalb dieser Grenzen die Einzelindividuen auf die verschiedenen Klassen verteilen. Das alles zusammen würde eine hinreichende Beschreibung unseres Variationsmaterials in Zahlen sein.

Mittelwert. Zunächst suchen wir also nach dem genauen Mittelwert, den wir *M* nennen und der darüber aussagt, welche Größe jeder Kern im Durchschnitt besitzt. Wir erhalten *M*, wenn wir aus allen vorliegenden einzelnen Kerngrößen das arithmetische Mittel errechnen.

Berechnung des Mittelwertes M. Wir müßten also in jeder Variantenklasse die darin enthaltene Individuenzahl mit der betreffenden Kernlängenzahl multiplizieren, dann sämtliche so erhaltenen Zahlen zusammenzählen und schließlich die Summe durch die Gesamtzahl der Individuen, die wir *n* nennen, dividieren. So erhielten wir den Mittel-

$$
\begin{aligned}
21{,}5 \cdot\ 1 &= \\
22{,}5 \cdot\ 8 &= \\
23{,}5 \cdot 19 &= \\
24{,}5 \cdot 22 &= \\
25{,}5 \cdot 17 &= \\
26{,}5 \cdot\ 6 &= \\
27{,}5 \cdot\ 3 &= \\
\hline
\text{Summe: } n &= M
\end{aligned}
$$

wert. Da indes diese Methode oft umständliche Rechnungen nötig macht, so üben wir uns zweckmäßig in einer vereinfachten Methode der Berechnung des Mittelwertes.

Vereinfachte Methode der Mittelwertbestimmung. Wir gehen von einem angenommenen Mittelwert aus, den wir A (angenommen) nennen. Wir wählen ihn beliebig, aber natürlich möglichst nahe dem Werte, den wir als wirklichen Mittelwert vermuten. Es wäre ein großer Zufall, wenn wir dabei gerade genau den wirklichen Mittelwert träfen. Im allgemeinen werden wir A etwas zu klein oder zu groß gegenüber M gewählt haben, so daß sich A von M durch einen meist kleinen Betrag unterscheidet, den wir b (Betrag) nennen. Formelhaft ausgedrückt, ist

$$M = A + b$$

wobei b jenachdem ein positiver oder negativer Wert sein kann.

Wenn wir, von A ausgehend, M berechnen wollen, so müssen wir b kennen. Zu dessen Berechnung bedarf es folgender einfacher Überlegung.

Der wirkliche Mittelwert M ist dadurch ausgezeichnet, daß sich um ihn die Varianten so gruppieren, als hielten sie sich das Gleichgewicht wie auf einer Wage. In der Abb. 2 ist das veranschaulicht. Zu beiden

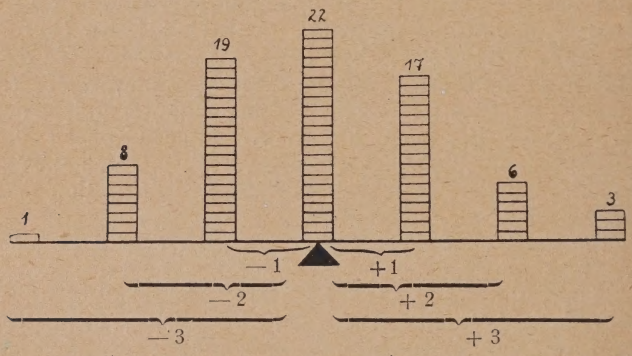


Abb. 2. Der Mittelwert als Gleichgewichts-Nullpunkt.

Seiten des Mittelwertes M liegen, den Zahlenwerten unserer schematischen Tabelle auf S. 1 entsprechend, in regelmäßigen Abständen Gewichte. Die Wage befindet sich im Gleichgewicht, weil, wie die neben-

$-1 \cdot 19 = 19$	$1 \cdot 17 = 17$
$-2 \cdot 8 = 16$	$2 \cdot 6 = 12$
$-3 \cdot 1 = 3$	$3 \cdot 3 = 9$
-38	38

stehende Rechnung zeigt, auf beiden Seiten das gleiche Gewicht 38 einwirkt; das genau in der Mitte befindliche Gewicht 22 bleibt auf die Gleichgewichtslage natürlich ohne Einfluß. Der Mittelwert ist also dadurch gekennzeichnet, daß die nach rechts gelegenen Abweichungen der einzelnen Varianten von M in ihrer Gesamtheit den gleichen Zahlenwert besitzen wie die nach links gelegenen Variantenabweichungen; man benennt sie nur in der üblichen Weise das eine Mal mit positivem, das andere Mal mit negativem Vorzeichen. Somit heben sich die Ge-

samtsummen rechts und links (+ 38 und — 38) gegenseitig auf. Anders ausgedrückt: Die Summe der Abweichungen sämtlicher Varianten vom Mittelwert M ist $= 0$.

Es leuchtet ohne weiteres ein, daß die Summe der Abweichungen der Varianten von irgendeinem anderen als dem Mittelwert nicht $= 0$ sein wird. Wenn wir also von dem angenommenen Mittelwert A ausgehen — sagen wir etwa von $A = 43$ — und berechnen, um welchen Betrag sämtliche Varianten nun von A abweichen, so erhalten wir nicht 0, sondern eine positive oder negative Zahl. Dividieren wir diese durch n, die Gesamtsumme der Varianten, so erfahren wir, um welchen Betrag durchschnittlich jede einzelne Variante von A abweicht. Dieser Betrag ist aber nichts anderes als der gesuchte Betrag b. Denn wenn eine Variante im Durchschnitt von M um 0 abweicht, so muß sie von einem Wert A, der von M um das Stück b entfernt liegt, im Durchschnitt gerade um diesen Betrag b abweichen.

Wenn wir aber erst b als die durchschnittliche Abweichung der Varianten von A (anders ausgedrückt: als die Summe aller Abweichungen von A, dividiert durch n) errechnet haben, so brauchen wir den so gewonnenen Wert für b, der positiv oder negativ sein kann, nur noch zu A zu addieren, um M zu erhalten:

$$M = A + b.$$

Wir machen uns das Ganze an unserem erfundenen Beispiele noch einmal klar. Wir setzen $A = 25{,}5$. Dann weichen von A ab

um + 1 6 Varianten,
um + 2 3 Varianten,
um — 1 22 Varianten,
um — 2 19 Varianten usw.

Die Summe der Abweichungen aller Varianten von A ist also:

$$+1 \cdot 6 = +6$$
$$+2 \cdot 3 = +6$$
$$+12$$

$$-1 \cdot 22 = -22$$
$$-2 \cdot 19 = -38$$
$$-3 \cdot 8 = -24$$
$$-4 \cdot 1 = -4$$
$$-88$$

$+ 12$ und $- 88$ sind zusammen $= - 76$. Diesen Wert müssen wir durch n (die Summe aller Varianten) dividieren; in unserem Beispiel ist $n = 76$.

$$-76 : 76 = -1$$
$$b = -1$$
$$M = A + b = 25{,}5 + (-1) = 24{,}5.$$

Um das Ganze kurz in einer mathematischen Formel ausdrücken zu können, führen wir (s. Abb. 3) weitere Buchstabenbezeichnungen ein. Wir nennen die zu einer bestimmten Variantenklasse gehörige Individuenzahl p_1, p_2, p_3 usw. oder allgemein p; die Entfernung einer einzelnen Variantenklasse von dem gedachten Mittelwert A bezeichnen wir mit a (mnemotechnisch: zu groß A gehört

klein a). Dann kann man für die Summe der Abweichungen aller Varianten von A statt der umständlichen Reihe $p_1 \cdot a_1 + p_2 \cdot a_2 + p_3 \cdot a_3 + \ldots$ unter Benutzung des Summenzeichens Σ kurz schreiben $\Sigma p\, a$

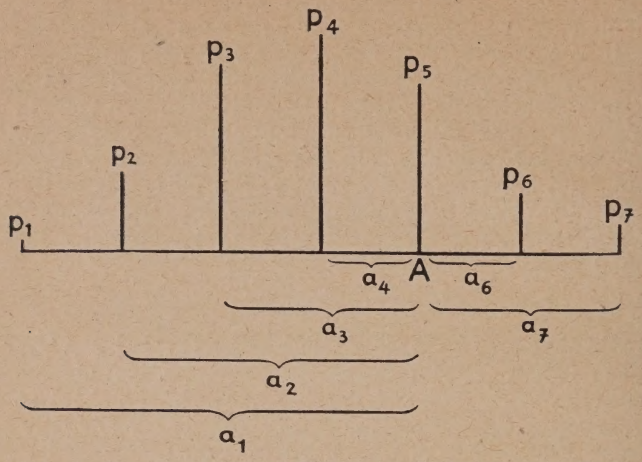


Abb. 3. Der angenommene Mittelwert (Erläuterung im Text).

(lies: Summe aller Produkte p mal a, d. h. Summe aller Produkte aus den jeweils einander zugehörigen Werten von p und a). Wenn wir $\Sigma p\, a$ durch n dividieren, so erhalten wir b.

$$b = \frac{\Sigma p\, a}{n}$$

Praktische Benutzung der Formel für b. Wir knicken gleichsam die Variantenreihe um den angenommenen Mittelwert A als Drehpunkt herum, so wie es Abb. 4 veranschaulicht. Es liegen dann immer eine

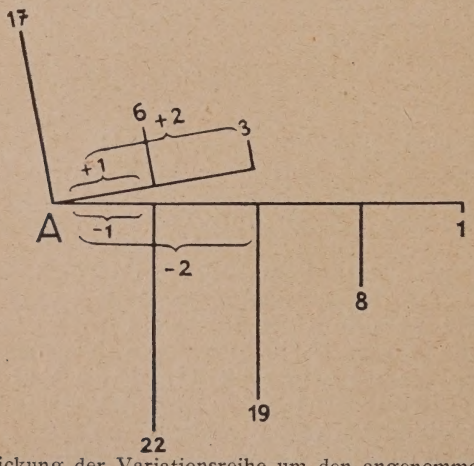


Abb. 4. Umknickung der Variationsreihe um den angenommenen Mittelwert.

positive und eine negative Variantenklasse von gleichem Zahlenwert übereinander. So entsteht die folgende Tabelle:

$a=$		1	2	3	4
p	+	6	3		
	−	22	19	8	1
Summe		−16	−16	−8	−1

Wir brauchen nun nicht mehr mit jeder einzelnen Klasse, sondern immer nur mit der Summe je zweier übereinanderstehender Klassen weiterzurechnen. Die 6 Individuen mit der Abweichung $a = +1$ werden durch ebenso viele Individuen mit der Abweichung $a = -1$ aufgehoben, so daß nur $22 - 6 = 16$ Individuen mit der Abweichung $a = -1$ als Zahlenwert -16 in die Rechnung einzugehen brauchen; also kurz: $+6 - 22 = -16$. Das gleiche gilt für jede weitere Variantenklasse: $3 - 19 = -16$ usw. Wir erhalten also die Gesamtsumme der Abweichungen vom gedachten Mittelwert dadurch, daß wir einfach die Zahlen der untersten Reihe unserer Tabelle jeweils mit der zugehörigen Zahl 1, 2, 3 usw. der obersten Reihe multiplizieren und dann die einzelnen Resultate — zur Gesamtsumme $\Sigma p a$ — addieren:

$$\begin{aligned} -16 \cdot 1 &= -16 \\ -16 \cdot 2 &= -32 \\ -8 \cdot 3 &= -24 \\ -1 \cdot 4 &= -4 \\ \hline \Sigma p a &= -76. \end{aligned}$$

Hätten in der untersten Tabellenreihe nicht nur, wie in unserem Falle, lauter Zahlen mit gleichem Vorzeichen gestanden, sondern solche mit positivem und negativem durcheinander, so hätten wir die Zahlen bei der Multiplikation in zwei Gruppen anordnen müssen, also, um irgendwelche Zahlenwerte zu benutzen, folgendermaßen:

$$\begin{array}{rr} -14 \cdot 1 = -14 & \\ & +5 \cdot 2 = +10 \\ & +6 \cdot 3 = +18 \\ -2 \cdot 4 = -8 & \\ & +3 \cdot 5 = +15 \\ -1 \cdot 6 = -6 & \\ \hline -28 & +43 \end{array}$$

Rechte und linke Summe zusammengezählt ergäbe $\Sigma p a$:

$$\begin{aligned} &+43 \\ &-28 \\ \hline \Sigma p a &= +15 \end{aligned}$$

$\Sigma p a$ ist schließlich noch durch n zu dividieren, damit b erhalten wird. Unser Wert für n war 76. Die Division $\frac{\Sigma p a}{n} = \frac{-76}{76}$ ergibt $b = -1$.

Von b aus errechnen wir dann, um es noch einmal zu wiederholen, M nach der Formel

$$M = A + b = 25{,}5 - 1 = 24{,}5.$$

Diese zunächst umständlich scheinende Methode der Berechnung des Mittelwertes auf dem Umweg über einen gedachten Mittelwert A erspart aber tatsächlich, wie ein Vergleich der beiden Tabellen auf S. 9 und 13 lehrt, das Rechnen mit großen Zahlen. Denn erstens brauchen wir nun nicht mehr mit den Werten der Variantengruppen selber (21,5, 22,5 usw.) zu rechnen, sondern bloß mit den durch kleine Zahlen (1, 2 usw.) ausdrückbaren Abweichungen a dieser Varianten vom gedachten Mittelwert. Zweitens verkleinern wir durch das Umknickverfahren auch die Individuenzahlen, mit denen wir zu operieren haben, wesentlich. Drittens ersparen wir uns das Rechnen mit Dezimalzahlen. Viertens aber erleichtert uns die eben eingeübte Methode, wie die folgende Übung zeigen wird, die Gewinnung der wichtigen variationsstatistischen Größe, die wir als Streuung bezeichnen.

Übung 2.

Fortsetzung der vorigen Übung. Streuung.

Exakte Auswertung. B. Die Streuung.

Nachdem wir den Mittelwert unserer Variationsreihe errechnet haben, wenden wir uns unserer zweiten Aufgabe zu (vgl. S. 9), die Variationsgrenzen zu bestimmen. Wir erweitern unsere Aufgabe aber von vornherein in dem Sinne, daß es uns nicht nur darauf ankommt, die beiderseitigen Grenzen kennenzulernen, sondern auch zu erfahren, in welcher Weise sich die Varianten innerhalb dieser Grenzen anordnen. Wir suchen also nach der Verteilung der Varianten über das Variationsfeld. Der zahlenmäßige Ausdruck für die Variantenverteilung heißt die Streuung oder die Standardabweichung.

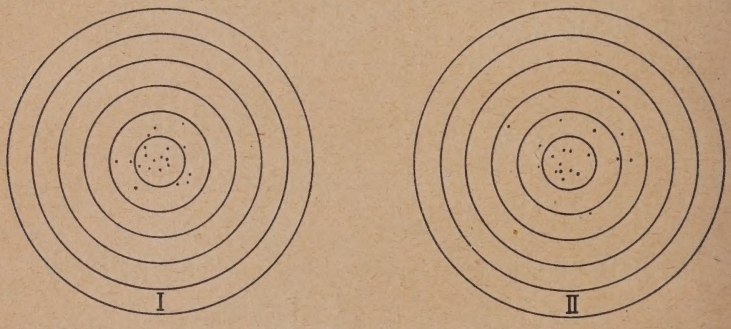


Abb. 5. Zwei Schußfelder mit verschiedener Streuung (Schema von H. Poll).

Wenn zwei Schützen I und II (s. Abb. 5) je 20 Schüsse auf eine Scheibe abgeben, so ist mit der alleinigen Angabe, jeder der beiden Schützen habe 10 Schüsse ins Zentrum gesandt, noch kein endgültiges Urteil über die Treffsicherheit der Schützen (bzw. der Gewehre) gefällt. Ein solches Urteil ist vielmehr erst möglich, wenn wir wissen, in welcher Weise die außerhalb des Zentrums (des Mittelwertes!)

liegenden Schüsse (Varianten) über das Schußfeld (das Variationsfeld) „verstreut" sind, wenn wir also die „Streuung" kennen. Eine einfache Betrachtung der Figuren I und II zeigt sofort, daß im Falle des Schützen I die bessere Treffsicherheit (die geringere Streuung, damit auch die geringere Variationsbreite) vorliegt.

Ideale Variationskurve. Um zu verstehen, wie sich die Streuung in graphischer Darstellung anschaulich machen läßt, verweilen wir kurz — bei dieser Gelegenheit zugleich die ideale Variationskurve kennenlernend — bei zwei theoretischen Variationsdarstellungen. Zunächst ist in Abb. 6 ein regelmäßig aufgebautes Variationspolygon dargestellt mit den Werten für die Individuenzahlen p_1, p_2 usw. = 1, 6, 15, 20, 15, 6, 1. Die Abbildung zeigt ein ähnliches, nur regelmäßigeres Bild, als es unser Polygon der Kernlängen zeigt. Gleichzeitig dürfte sich der Leser erinnern, daß die Zahlenreihe $1 + 6 + 15 + 20 + 15 + 6 + 1 =$ dem Binom $(1 + 1)^6$ ist. Wenn wir nun den Exponenten des

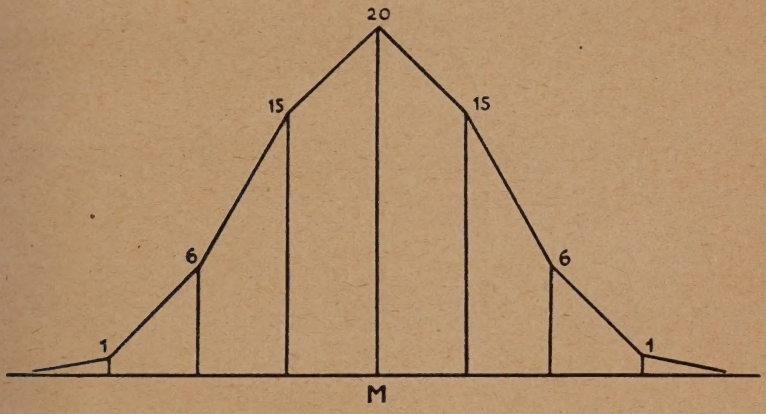


Abb. 6. Polygon des Binoms $(1 + 1)^6$ (vereinfacht nach A. Lang).

Binoms immer größer wählen, so wächst damit auch die Reihe unserer auf- und absteigenden Zahlen, und wenn wir den Exponenten unendlich groß (∞) werden lassen, d. h. das Binom $(1 + 1)^\infty$ darstellen, so erhalten wir statt der 7 durch gerade Strecken verbundenen Punkte des Variationspolygons $(1 + 1)^6$, wie es Abb. 6 zeigt, unendlich viele, einander unendlich naheliegende Punkte, die zusammen die fortlaufende Kurve der Abb. 7 ergeben. Diese Kurve stellt den theoretischen Idealfall einer Variationsreihe dar, ist eine ideale Variationskurve.

Bei der Betrachtung einer solchen idealen Variationskurve zeigt sich nun, daß sie während ihres Verlaufes zu beiden Seiten des Mittelwertes je einmal einen Punkt besitzt, an dem sie aus einer konvexen in eine konkave Kurve übergeht. Zwischen diesen beiden Punkten (Abb. 7, A_1 und A_2) liegt, wie aus den Höhen der eingeschlossenen Strecken, die ja den jeweiligen Individuenzahlen entsprechen, ohne weiteres hervorgeht, die Mehrzahl aller Varianten, während nach den

Seiten hin die Individuenzahl in steter Abnahme begriffen ist. Fällt man von A_1 und A_2 auf die Abszissenachse Lote, so ist die Entfernung zwischen den Fußpunkten der Lote ein Ausmaß für die Lage der „Wendepunkte“ A_1 und A_2. Diese Entfernung $L_1 L_2$ macht ungefähr den dritten Teil der Gesamtstrecke aus, über die die Kurve, grob gesagt, herübergreift; die Strecke $M L_2$ ist der dritte Teil der positiven Abszissenachsen-Strecke, soweit sie von der Kurve „überdacht“ ist, die Strecke $M L_1$ der dritte Teil der negativen Abszissenachsen-Strecke. Diese Entfernung aber zwischen dem Nullpunkt *(M)* der Abszissenachse und dem Fußpunkt des Lotes von einem der Wendepunkte A_1 oder A_2 auf die Abszissenachse ist nichts anderes als eben die Streuung. Sie ist ein exakter, meßbarer Ausdruck für das Areal, innerhalb dessen die Mehr-

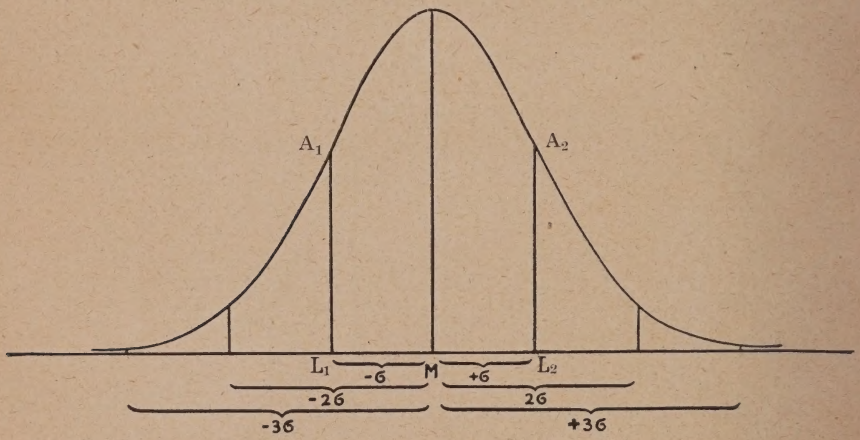


Abb. 7. Binomialkurve (Buchstabenerläuterung im Text) (etwas abgeändert nach W. Johannsen).

zahl der Varianten oder, wie wir jetzt noch genauer sagen wollen, ein bestimmter, zahlenmäßig angebbarer Prozentsatz der Varianten liegt. Wir bezeichnen die Streuung mit dem Buchstaben σ. Die Strecke $M L_2$ ist $= +\sigma$, $M L_1$ ist $= -\sigma$.

Tragen wir die Strecken $+2\sigma$ und -2σ auf der Abszissenachse ab, so sehen wir, daß außerhalb des Areals der Streuung, aber innerhalb des Areals, das beiderseits nun durch den doppelten Wert der Streuung abgegrenzt ist, auch noch eine erhebliche Anzahl von Varianten liegt, daß aber außerhalb dieser Grenzen und innerhalb der Grenzen $+3\sigma$ und -3σ eine recht kleine Zahl von Varianten gelegen ist. Was außerhalb der Grenzen $+3\sigma$ und -3σ liegt, ist eine so geringe Zahl von Varianten, daß sie praktisch im allgemeinen vernachlässigt werden kann. Die folgenden beiden Tabellen geben für die einzelnen Areale in genauen Prozentwerten an, wie viele Variantenindividuen innerhalb der bezeichneten Grenzen liegen.

Es liegen zwischen	und	Einzelvarianten	Es liegen innerhalb	Einzelvarianten
M	$\pm 0{,}5\,\sigma$	38,3 %	$M \pm 0{,}5\,\sigma$	38,3 %
$\pm 0{,}5\,\sigma$	$\pm 1{,}0\,\sigma$	30,0 %	$M \pm 1{,}0\,\sigma$	68,3 %
$\pm 1{,}0\,\sigma$	$\pm 1{,}5\,\sigma$	18,3 %	$M \pm 1{,}5\,\sigma$	86,6 %
$\pm 1{,}5\,\sigma$	$\pm 2{,}0\,\sigma$	8,9 %	$M \pm 2{,}0\,\sigma$	95,5 %
$\pm 2{,}0\,\sigma$	$\pm 2{,}5\,\sigma$	3,3 %	$M \pm 2{,}5\,\sigma$	98,8 %
$\pm 2{,}5\,\sigma$	$\pm 3{,}0\,\sigma$	0,9 %	$M \pm 3{,}0\,\sigma$	99,7 %

Formel der Streuung. Die Formel der Streuung, die wir ohne weitere Begründung benutzen wollen, besagt in Worten: Die Streuung ist die Wurzel aus dem durchschnittlichen Quadrat der Abweichungen der Varianten vom Mittelwert.

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p\,\alpha^2}{n}}$$

In dieser Formel bezeichnet α die Abweichung einer Variante vom Mittelwert M. (Man verwechsele nicht α = Abweichung einer Variante von M, mit a = Abweichung einer Variante vom angenommenen Mittelwert A.) Dann ist $\Sigma p\,\alpha^2 = p_1\,\alpha_1^2 + p_2\,\alpha_2^2 + p_3\,\alpha_3^2 + \ldots$. die Summe der Quadrate aller Abweichungen (α) der einzelnen Individuen (p) vom Mittelwert M, also $\frac{\Sigma p\,\alpha^2}{n}$ die durch die Individuengesamtzahl (n) dividierte Summe und somit das auf das einzelne Individuum bezogene oder das durchschnittliche Abweichungsquadrat. Zieht man aus diesem Wert die Wurzel, so erhält man $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p\,\alpha^2}{n}}$. Über diese Formel ist zweierlei zu sagen.

1. Der Ausdruck α^2 spielt in dieser Formel eine Rolle. Nicht der Wert der Abweichung einer Variante vom Mittelwerte als solcher geht in die Rechnung ein, sondern das Quadrat dieses Wertes. Dadurch findet aber eine Individuengruppe p eine um so stärkere Berücksichtigung, je weiter ihre Variantenklasse vom Mittelwert entfernt liegt, und zwar gilt das für die links von M gelegenen, mit negativem Vorzeichen versehenen Klassen genau ebenso wie für die positiven, da ja die Quadrate stets ein positives Vorzeichen besitzen. Bei einer Entfernung $\alpha = +3$ oder -3 wird die betreffende Individuenzahl p bereits mit $\alpha^2 = 9$ multipliziert usw. In der Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p\,\alpha^2}{n}}$ findet also die spezielle Lage der einzelnen Variantenklasse besondere Berücksichtigung, und eine solche Formel für die Verteilung der Varianten über das Variationsfeld suchten wir ja gerade.

2. Der Ausdruck $\Sigma p\,\alpha^2$ besitzt aber noch eine weitere Besonderheit. Wir erinnern uns, daß $\Sigma p\,\alpha$, d. h. die Summe aller Abweichungen (α) vom wirklichen Mittelwert, $= 0$ ist (vgl. S. 10). Die

Summe der Quadrate dieser Abweichungen, also $\Sigma p \alpha^2$, ist natürlich — als Summe von lauter Quadraten, die sämtlich ein + tragen — ein positiver Wert. Aber sie ist der kleinste Wert unter allen denen, die man erhält, wenn man die Summe der Abweichungsquadrate der Varianten von sämtlichen sonst möglichen Punkten, also von allen nur möglichen angenommenen Mittelwerten A, errechnen würde: der auf M bezogene Wert der Abweichungsquadrate ist ein Minimum. Eine einfache Proberechnung an Hand eines unserer schematischen Beispiele verdeutlicht das ohne weiteres.

Vereinfachte Formel der Streuung. Die Berechnung von σ nach der Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p \alpha^2}{n}}$ wäre oft sehr langwierig; denn da M im allgemeinen eine Dezimalzahl ist, so sind alle Werte von α ebenfalls Dezimalzahlen, deren Quadrate hätten schon die doppelte Zahl von Dezimalstellen usw. Daher berechnet man σ nach einer Methode, die wiederum von einem angenommenen Mittelwert A ausgeht. Diesen Wert A können wir ja immer so wählen, daß die Abweichungen a der Varianten von A die geraden Zahlen 1, 2, 3 usw. sind, deren Quadrate 1, 4, 9 usw. keine besonderen rechnerischen Schwierigkeiten machen. Wenn wir aber, von A ausgehend, die Summe der Quadrate der Abweichungen, also $\Sigma p a^2$, berechnen, so erhalten wir — nach dem eben unter 2. Gesagten — einen Wert, der unter allen Umständen größer sein muß als $\Sigma p \alpha^2$; dieser letztere Wert stellt ja ein Minimum dar. Wir müssen also wissen, was wir von $\Sigma p a^2$ abziehen müssen, um $\Sigma p \alpha^2$ zu erhalten.

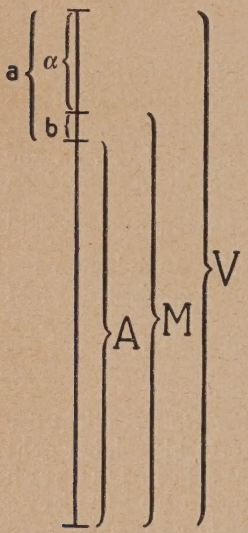


Abb. 8. Schema der Beziehungen zwischen dem wirklichen Mittelwert (M), dem angenommenen Mittelwert (A) und einer Variante (V) (weitere Buchstabenerläuterung im Text).

Die Berechnung dieser Differenz ist nicht schwierig, wenn man sich unter Zuhilfenahme der beistehenden Zeichnung (Abb. 8) die einfache Beziehung klarmacht, die zwischen α und a besteht. Die Abweichung einer Variante V vom wirklichen Mittelwert M heißt α. Ist nun der angenommene Mittelwert A beispielsweise etwas kleiner als M gewählt worden, so ist a (= die Abweichung der Variante V von A) natürlich um denjenigen Betrag größer als α, um welchen M größer ist als A. Dieser Unterschiedsbetrag aber zwischen M und A heißt b. Wir kennen ja den Ausdruck $M = A + b$. Es ist also a um diesen selben Betrag b größer als α, kurz ausgedrückt:

$$a = \alpha + b.$$

Von dieser Gleichung ausgehend, führen wir folgende einfachen Operationen aus. Wir quadrieren zuerst die beiden Seiten der Gleichung und erhalten

$$a^2 = (\alpha + b)^2 = \alpha^2 + 2\alpha b + b^2.$$

Dann ist

$$\Sigma p a^2 = \Sigma p (\alpha^2 + 2\alpha b + b^2) \text{ oder}$$
$$= \Sigma p \alpha^2 + \Sigma p \cdot 2 \alpha b + \Sigma p b^2.$$

Wir sehen ohne weiteres aus dieser Gleichung, daß die Abweichungsquadratsumme $\Sigma p\,a^2$, die sich auf den angenommenen Mittelwert A bezieht, größer ist als die Abweichungsquadratsumme $\Sigma p\,\alpha^2$, die für den wirklichen Mittelwert gilt. Denn zu $\Sigma p\,\alpha^2$ muß auf der rechten Seite der Gleichung noch etwas hinzukommen, damit das Ganze gleich der linksstehenden Summe $\Sigma p\,a^2$ wird. Die beiden Summanden $\Sigma p \cdot 2\,\alpha\,b$ und $\Sigma p\,b^2$ lassen sich aber noch außerordentlich vereinfachen.

1. $\Sigma p\,\alpha$ ist ja, in Worten ausgedrückt, die Summe aller Abweichungen (α) vom Mittelwert M; diese Summe ist aber, wie wir wissen, $= 0$. Sie bleibt auch $= 0$, wenn jede der zu summierenden Abweichungen α nicht bloß, wie in $\Sigma p\,\alpha$, mit der Individuenzahl p multipliziert worden ist, sondern wenn sie außerdem noch jedesmal mit der konstanten Größe $2\,b$ multipliziert wurde, wie es in $\Sigma 2\,b\,p\,\alpha$ geschehen ist. Auch dieser letztere Wert also, d. h. der erste der zu $\Sigma p\,\alpha^2$ zu addierenden Summanden, ist $= 0$. Wir können ihn somit einfach aus der Gleichung fortlassen, und diese heißt nun kürzer:

$$\Sigma p\,a^2 = \Sigma p\,\alpha^2 + \Sigma p\,b^2.$$

2 Aber auch $\Sigma p\,b^2$ läßt sich einfacher schreiben; denn Σp ist als Summe aller Individuen $(p_1 + p_2 + p_3 + \ldots)$ nichts anderes als n, und aus $\Sigma p\,b^2$ wird somit $n\,b^2$. Jetzt heißt unsere Formel:

$$\Sigma p\,a^2 = \Sigma p\,\alpha^2 + n\,b^2.$$

Diese vereinfachte Gleichung wollen wir, um endlich zur Streuungsformel $\sigma = \pm\sqrt{\frac{\Sigma p\,\alpha^2}{n}}$ zu gelangen, durch n dividieren und erhalten so:

$$\frac{\Sigma p\,a^2}{n} = \frac{\Sigma p\,\alpha^2}{n} + \frac{n\,b^2}{n}$$
$$= \frac{\Sigma p\,\alpha^2}{n} + b^2.$$

Wir sehen, daß der Betrag, der zu $\frac{\Sigma p\,\alpha^2}{n}$ hinzugezählt werden muß, um $\frac{\Sigma p\,a^2}{n}$ zu ergeben, $= b^2$ ist. Wir können also in unsere Streuungsformel statt $\frac{\Sigma p\,\alpha^2}{n}$ den neu erhaltenen Wert $\frac{\Sigma p\,a^2}{n} - b^2$ einsetzen. So erhalten wir schließlich die für die Rechnung viel günstigere Formel

$$\sigma = \pm\sqrt{\frac{\Sigma p\,a^2}{n} - b^2}.$$

Praktische Benutzung der Formel für σ. Wir gehen ebenso wie bei der Berechnung des Mittelwertes von der um A umgeknickten Variantenreihe aus (vgl. Abb. 4, S. 12). Damals sah die Tabelle, zu der wir auf diesem Wege gelangten, folgendermaßen aus:

$a =$		1	2	3	4
p	+	6	3		
	—	22	19	8	1
Summe		— 16	— 16	— 8	— 1

Die jetzige Rechnung unterscheidet sich nun von der damaligen dadurch, daß wir nicht die Summe der Abweichungen, sondern die Summe der Quadrate der Abweichungen zu berechnen haben. Jedes Quadrat ist aber eine positive Zahl; damit fällt der Unterschied im Vorzeichen zwischen den von A aus nach links und nach rechts gelegenen Variantenklassen fort. In unserer Tabelle weichen 6 Varianten um $(+1)^2$, 22 Variaten um $(-1)^2$ ab, d. h. es weichen im ganzen 28 Varianten um $+1$ ab, weiterhin $3 + 19 = 22$ Varianten um $2^2 = 4$ usw.

$a =$	1	2	3	4
p	6	3		
	22	19	8	1
Summe	28	22	8	1
$a^2 =$	1	4	9	16

In unserer jetzigen Tabelle werden also die Individuen der einzelnen Variantenklassen von gleichem Zahlenwert zusammengezählt. — Es empfiehlt sich, unter die Tabelle die Werte für $a^2 = 1,\ 4,\ 9$ usw. zu setzen.

Nun ist es leicht, $\Sigma p a^2$ zu errechnen. Wir brauchen ja nur zu addieren:

$$\begin{aligned} 28 \cdot\ 1 &= 28 \\ 22 \cdot\ 4 &= 88 \\ 8 \cdot\ 9 &= 72 \\ 1 \cdot 16 &= 16 \\ \hline \Sigma p a^2 &= 204 \end{aligned}$$

Diesen Wert teilen wir durch n und vermindern ihn um b^2. Wir kennen b bereits von der Mittelwertberechnung her und brauchen es also nur noch zu quadrieren. Nach der Subtraktion $\frac{\Sigma p a^2}{n} - b^2$ ziehen wir aus dem Ganzen die Wurzel und erhalten damit σ.

Der Schluß der Rechnung sieht in unserem schematischen Beispiel also folgendermaßen aus:

$$\frac{\Sigma p a^2}{n} = 204 : 76 = 2{,}68$$

$$b = 1$$

$$b^2 = 1$$

$$\frac{\Sigma p a^2}{n} - b^2 = 2{,}68 - 1 = 1{,}68$$

$$\pm\sqrt{\frac{\Sigma p\, a^2}{n} - b^2} = \pm\sqrt{1{,}68} = \pm 1{,}3$$

$$\sigma = \pm 1{,}3$$

Ein Teil der Rechnung ist in praxi zweckmäßig logarithmisch auszuführen.

Übung 3.

Fortsetzung und Ergänzung der vorigen Übung. Zufallsapparat. Mittlerer Fehler des Mittelwertes.

I. Galtonscher Zufallsapparat.

Versuchsanordnung. Ein rechteckiger flacher Kasten, der mit einer Glasscheibe zugedeckt ist, ist im mittleren Teil seiner Bodenfläche mit zahlreichen Reihen von Nägeln versehen. Die Abstände zwischen den Nägeln sind so groß, daß eine Glasperle (oder Schrotkugel) zwischen ihnen hindurchlaufen kann; ferner sind die Nägel aufeinanderfolgender Querreihen alternierend eingeschlagen. Am unteren Ende des Kastens schließen sich an die Nägelreihen eine Anzahl entsprechend schmaler Holzfächer, während am oberen Ende ein trichterförmiger Kugeleinlauf eingesetzt ist (Abb. 9).

Durch diese Öffnung werden bei schräggestelltem Kasten die Kugeln eingefüllt.

Versuchsergebnis. Die Kugeln sammeln sich in den Fächern in Mengenverhältnissen an, die sich insgesamt als eine der idealen Variationskurve (Abb. 7) angenäherte Verteilung darstellen. Die Individuenzahlen der einzelnen Fächer sind leicht feststellbar und ermöglichen die Berechnung von Mittelwert *(M)* und Streuung (σ).

Biologische Ausdeutung des Versuchs. 1. Streuung als Zufallswirkung. Wenn eine Glasperle zwischen zwei Nägeln einer Reihe hindurchläuft, stößt sie sofort auf einen neuen Nagel, springt — rechts oder links heraus — an diesem vorbei, findet abermals Widerstand an einem Nagel der folgenden Reihe usw. Nur selten wird eine Perle Sprung für Sprung nach der gleichen Seite ausführen, und der häufigste Fall wird der sein, daß eine Kugel einen Teil ihrer Ausweichungen nach der einen, einen anderen Teil nach der entgegengesetzten Seite hin vollzieht. Die Streuung stellt sich in unserem Glasperlenversuch also als das Ergebnis zahlreicher von außen her die einzelnen Kugeln treffender, höchst wechselnder Einwirkungen dar; die Summierung solcher „zufälligen" äußeren Einwirkungen auf gleichartige Kugelindividuen — natürlich zeigen diese in Wirklichkeit ja auch individuelle Verschiedenheiten und sind keine idealen Kugeln — führt zu einer Variationsreihe, ähnlich derjenigen, der auch unsere aus biologischem Material erhaltene Variationsreihe angenähert erscheint. Das zeigt anschaulich, daß ein binomiale Verteilung aufweisendes biologisches Material als eine Summe erbgleicher — d. h. gleiche Reaktionsmöglichkeiten besitzender — Individuen aufgefaßt werden kann, auf die

die Umweltverhältnisse in quantitativ verschiedener Weise und in vielfältiger gegenseitiger Durchkreuzung — das bezeichnet man eben als „Zufall" — eingewirkt haben. Auch dem sich entwickelnden Organismus stemmen sich ja eine Fülle von Widerständen und Einflüssen entgegen, die er überwinden oder auf die er reagieren muß. Daß ein Organismus alle Bedingungen seiner Existenz (Temperatur, Nahrung, Bodenbeschaffenheit usw.) optimal antrifft, ist offenbar ein seltener Fall,

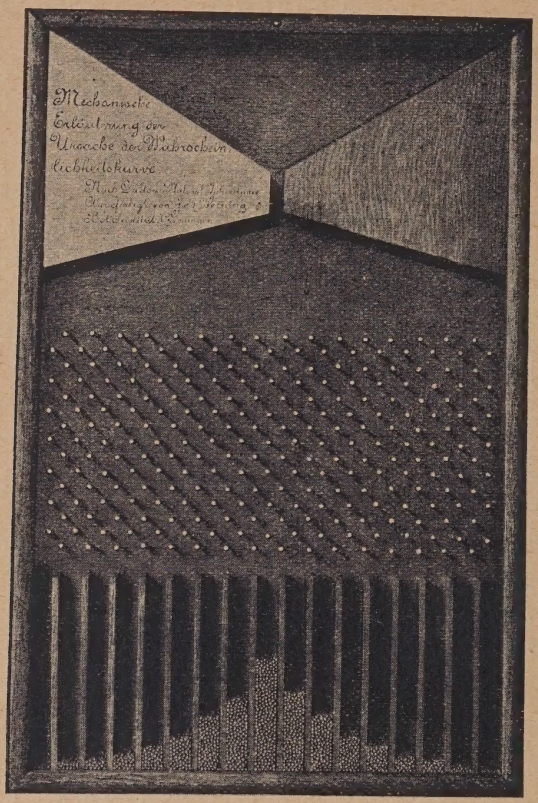


Abb. 9. Zufallsapparat. (Nach R. Goldschmidt.)

und wieder ist der häufigste darin gegeben, daß ein Teil der Bedingungen fördernd, ein Teil hemmend auf den Organismus einwirkt. Die binomiale Variationskurve (Galtonkurve, Zufallskurve) kann also eine Gesamtheit individueller Reaktionsprodukte aus gleicher Reaktionsmöglichkeit und wechselnder äußerer Bedingungslage widerspiegeln. Um diese Abhängigkeit der individuellen Gestaltung erbgleicher Organismen von den Umweltfaktoren zu kennzeichnen, spricht man von Modifikationen eines erbeinheitlichen Typus (Genotypus).

2. *Mathematische und biologische Analyse.* Wir sagten, daß ein einigermaßen binomial verteiltes biologisches Material als Summe erbgleicher Individuen aufgefaßt werden kann; es muß aber nicht — und darf nicht ohne weiteres — als solches aufgefaßt werden. Auch ein Gemenge (eine Population) verschiedener erbeinheitlicher Typen (Genotypen) beispielsweise kann binomiale Verteilung zeigen. Auch die exakteste variationsstatistische Methodik ermöglicht nicht mehr als eben eine sozusagen geläuterte Darstellung des Materials, die nun der weiteren Arbeit als sichere Grundlage dienen kann; was aber hinter den Zahlen steckt, was sie biologisch bedeuten, ergibt sich mit dem Abschluß der mathematischen Arbeit nicht ohne weiteres. Einfachheit des Polygons (der empirischen Kurve) ist nicht gleichbedeutend mit Einfachheit des zugrunde liegenden Materials.

3. *Schiefheit der Variationskurve.* Eine Besonderheit biologischer Variationsreihen verdient in diesem Zusammenhang besonders hervorgehoben zu werden. „Ideale" Kugeln in einem „idealen" Zufallsapparat würden genau das Bild einer Zufallskurve geben. Empirische Kugeln — mit individuellen Verschiedenheiten — in einem empirischen — nicht völlig genau gebauten — Zufallsapparat geben eine dem Ideal angenäherte, aber nicht völlig mit ihm identische Kurve. Noch mehr würde sich das Resultat vom Ideal entfernen, wenn die Kugeln beim Aufprall auf den Nagel mit einer „Reaktion" antworteten, die sie nicht nur, sagen wir, nach rechts springen, sondern die sie zugleich eine Änderung ihrer inneren Struktur erleiden ließe, welche beim zweiten Aufprall auf einen Nagel einen Sprung wieder nach rechts begünstigte. Wenn bei jedem Sprung nach rechts eine solche Reaktion einträte, beim Sprung nach links dagegen eine sehr viel schwächere Strukturänderung im Sinne einer Begünstigung des Linkssprunges zustande käme, so entstände statt einer symmetrischen Verteilung der Kugeln in den Fächern eine schiefe Verteilung, indem die Rechtsfächer zu stark, die Linksfächer zu wenig mit Individuen angefüllt wären. In einer ähnlichen Situation wie diese individuellen und reagierenden Kugeln befinden sich aber die Organismen; sie werden nicht einfach von den Umweltfaktoren hin- und hergeworfen, sondern können unter dem Einfluß dieser Faktoren Änderungen ihres inneren Zustandes erfahren, so daß bei der Notwendigkeit einer erneuten Reaktion ein anderer Organismus auf die gleichen Einflüsse reagiert. Demgemäß findet sich bei Variationsreihen häufig eine mehr oder weniger deutliche Schiefheit der Verteilung. Ihr Vorhandensein ist nach dem Gesagten kein Widerspruch gegen unsere unter 1. gezogenen Schlüsse, sondern eine Ergänzung derselben; es ist ja geradezu ein Beweis für die Richtigkeit des unter 1. gegebenen Analogieschlusses, daß trotz der Reaktionsfähigkeit des Organismus eine so weitgehende Annäherung vieler empirischer Variationskurven ans Ideal statthat. Wenn wir wieder an den einfachsten Fall — einer genotypisch einheitlichen Individuengruppe — denken, so stellt sich die Schiefheit dar als eine durch die Aktivität des betreffenden Organismus verschobene Umwelt-Einwirkungs-Symmetrie. Auch die Schiefheit läßt sich, wie hier nur erwähnt sei, zahlenmäßig ausdrücken.

4. Andere Abweichungen von der idealen Binomialkurve sind die Hochgipfeligkeit, bei der eine oder mehrere nahe beieinanderliegende Variantenklassen gegenüber den übrigen eine viel zu starke Individuenbesetzung zeigen, so daß an diesen Stellen die Polygonlinien steil in die Höhe laufen, und die Mehrgipfeligkeit, bei der statt einer Variantenklasse mit der maximalen Individuenzahl zwei oder mehr Individuenmaxima vorhanden sind, statt eines Polygongipfels also deren zwei oder mehrere. Auf die Analyse dieser und anderer Abweichungen kann in diesem elementaren Praktikum nicht weiter eingegangen werden; es muß der Hinweis genügen, daß eine der binomialen Kurve angenäherte Verteilung von Variationszahlen nur einer der möglichen Fälle ist.

II. Fortsetzung der exakten Auswertung des Kernlängen-Materials.

C. Der mittlere Fehler des Mittelwertes.

Eine letzte Angabe fehlt uns noch für unsere Auswertung der Kernlängen-Zahlen. Es ist unschwer einzusehen, daß der Mittelwert M, den wir aus unserem Variationsmaterial errechnet haben, keine absolute Größe darstellt. Schon wenige Kerne, die wir mehr oder weniger gemessen hätten, hätten den Wert für M um ein wenig verschieben können. Es wäre also falsch, wenn wir einfach aussagten, unsere Kerne hätten im Mittel die und die Länge; dieser Wert gilt vielmehr nur für eine von uns untersuchte Individuenzahl, und der „wahre", der ideale Mittelwert, der für die Länge unserer Pflaumenkerne überhaupt gilt, kann davon um mehr oder weniger abweichen. Es leuchtet aber weiterhin ein, daß diese Abweichung um so geringfügiger sein, daß der Wert von M also um so fester, um so genauer, um so näher dem idealen Mittelwert sein wird, je größer die Zahl der untersuchten Kerne ist. Bei $n = 10000$ durchgezählten Exemplaren haben wir größere Aussicht, dem idealen Mittelwert nahezukommen, als wenn wir nur 1000, 100 oder gar bloß 25 Kerne prüften. Mit anderen Worten: jedem empirischen Mittelwert haftet ein Fehler an, der je nach der zugrunde liegenden Individuenzahl n eine verschiedene Größe besitzt. Man nennt ihn den mittleren Fehler des Mittelwertes und bezeichnet ihn mit m. (Mnemotechnisch: Klein m gehört zu groß M.) Der Wert von m ist ein Maß der Genauigkeit von M: je kleiner der Fehler m, um so zuverlässiger ist der Wert M.

Formel für m. Wir sahen, daß man durch M und σ die wesentlichen Merkmale der Kurve angibt und daß man (vgl. Tab. S. 17) auf Grund dieser Werte sagen kann, ein ganz bestimmter Prozentsatz der Varianten läge innerhalb bestimmter, durch diese Größen bezeichneter Grenzen, z. B. 68,3 % aller Varianten innerhalb des Areals $M \pm 1\,\sigma$. Man kann also, wenn man M und σ kennt, einen Schluß auf die wahrscheinliche Lage einer noch unbekannten Variante ziehen: diese Variante wird z. B. mit einer Wahrscheinlichkeit von rund $^2/_3$ innerhalb des einfachen Streuungsabstandes von M liegen. Man kann natürlich diesen Schluß auch umkehren: Wenn man von einer Variante V von bestimmter Größe ausgeht und den Wert der Streuung kennt, so

kann man einen Rückschluß auf M ziehen. Man kann sagen, daß M mit einer Wahrscheinlichkeit von fast 100 % (99,7 %) innerhalb der dreifachen Streuung und daß es mit einer Wahrscheinlichkeit von rund $^2/_3$ innerhalb des einfachen Streuungsabstandes, alles von der Variante V aus gemessen, liegt. In dieser Formulierung gibt σ also die Wahrscheinlichkeit an, mit der man von einer bekannten Variante aus einen Schluß auf die Lage von M ziehen kann. M muß innerhalb der Grenzen $V \pm 3\sigma$ liegen. Die Möglichkeit dieses Wahrscheinlichkeitsschlusses kommt in der Bezeichnung von σ als dem mittleren Fehler der Einzelvariante zum Ausdruck; σ ist hierbei ein „Maß der Unsicherheit, mit welcher wir von einer beliebigen Variante auf den Mittelwert der Variationsreihe schließen" (Johannsen).

In genau der gleichen Weise ist nun auch der mittlere Fehler des Mittelwertes, den wir vorhin mit m bezeichneten, ein Maß der Wahrscheinlichkeit, mit welcher wir von dem empirischen Mittelwert aus einen Schluß auf den idealen Mittelwert ziehen können.

Um das besser zu verstehen und zugleich eine Formel für m abzuleiten, gehen wir von einer — hier nicht weiter abzuleitenden — Formel aus, die besagt, daß, wenn man für zwei Varianten V_1 und V_2 ihre Streuungwerte σ_1 bzw. σ_2 kennt, dann die Summe oder die Differenz der beiden Varianten, also $(V_1 + V_2)$ oder $(V_1 - V_2)$, die Streuung

$$\sigma_{\Sigma} = \sigma_{Diff.} = \pm \sqrt{\sigma_1^2 + \sigma_2^2}$$

besitzt; d. h. die Streuung der Summe oder Differenz zweier Varianten ist gleich der Wurzel aus der Summe der Streuungsquadrate der beiden Einzelvarianten.

Bei 3 Varianten würde entsprechend gelten:

$$\sigma_{\Sigma} = \sqrt{\sigma_1^2 + \sigma_2^2 + \sigma_3^2}$$

ebenso bei n Varianten

$$\sigma_{\Sigma} = \sqrt{\sigma_1^2 + \sigma_2^2 + \ldots + \sigma_n^2}.$$

Gehören nun die summierten Varianten V_1, V_2 usw. ... V_n zu einer einzigen, n Glieder umfassenden Variationsreihe, so ist natürlich $\sigma_1 = \sigma_2 = \sigma_3 = \ldots = \sigma_n$, und der Wert unter der Wurzel läßt sich dann schreiben:

$$\sigma_{\Sigma} = \sqrt{n \cdot \sigma^2}$$

Das ist also die Streuung der Summe aller Varianten einer Variationsreihe, also die Streuung von ΣV. Wenn man nun diese Summe ΣV durch n dividiert, erhält man natürlich nichts anderes als den Mittelwert $M = \frac{\Sigma V}{n}$. Dessen Streuung muß demnach der n-te Teil von

$\sqrt{n \cdot \sigma^2}$ sein; ebenso wie wir ΣV durch n dividieren, müssen wir ja natürlich auch den Wert der zugehörigen Streuung durch Division entsprechend verkleinern. Wir erhalten also für die Streuung von M den Wert

$$\frac{\sqrt{n \cdot \sigma^2}}{n}$$

der sich leicht weiter vereinfachen läßt. Die Streuung von M, anders genannt: der mittlere Fehler von M, hatte vorhin die Bezeichnung m erhalten. Wir haben somit die Formel gewonnen:

$$m = \pm \frac{\sqrt{n \cdot \sigma^2}}{n} = \pm \frac{\sqrt{n \cdot \sigma^2} \cdot \sqrt{n}}{n\sqrt{n}} = \pm \frac{n \cdot \sigma}{n\sqrt{n}}$$

$$\boldsymbol{m = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}}$$

Was bedeutet diese Formel?

1. Wir sagten es bereits vorhin: Der mittlere Fehler m des Mittelwertes ist ein Maß für die Wahrscheinlichkeit, mit welcher wir von dem empirischen Mittelwert einen Schluß auf den idealen Mittelwert ziehen können. Der empirische Mittelwert wird dabei sozusagen als eine Variante in einer Variationskurve betrachtet, deren Streuung den Wert m besitzt. Diese Kurve mit der Streuung m ist natürlich — das sei zur Vermeidung von Mißverständnissen ausdrücklich gesagt — nicht identisch mit unserer bisherigen Kurve mit der Streuung σ. Für unsere neue Kurve gilt nun wieder die Aussage, daß der im Idealfalle zu errechnende „reinste" Mittelwert von unserem tatsächlich errechneten „wirklichen" Mittelwert um nicht mehr entfernt sein kann als sonst eine Variante von dem ihrer Kurve zugehörigen Mittelwert. D. h.: Der ideale Mittelwert liegt ebenso innerhalb der Grenzen des dreifachen mittleren Fehlers m, vom Mittelwert M aus gerechnet, wie dieser Mittelwert M innerhalb des dreifachen Areals der Streuung σ, von irgendeiner Variante V der empirischen Kurve aus gerechnet, liegt.

Empirischer Mittelwert M innerhalb $V \pm 3\sigma$.
Idealer Mittelwert innerhalb $M \pm 3m$.

(Die Angabe $M \pm 3m$ als Bezeichnung der Lagegrenzen für den idealen Mittelwert ist wiederum nicht völlig richtig, da ja, wie die Tabelle auf S. 17 zeigt, diese Angabe nur 99,7 mal unter 100 Fällen zutrifft; sie kann aber praktisch als genügend gelten.)

2. Wir überlegten vorhin, daß die Größe des Mittelwert-Fehlers von der Zahl der in die Untersuchung einbezogenen Fälle n abhängig sein müsse. Wir kennen jetzt auch die Art dieser Abhängigkeit, die sich in der Formel

$$m = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

ausdrückt. Eine Verkleinerung des mittleren Fehlers und damit ein Wachsen der Genauigkeit des Mittelwertes tritt nicht einfach proportional der ansteigenden Individuenzahl n ein, sondern proportional der Wurzel aus dieser Zahl. Wenn wir z. B. für eine Zahl von 100 Individuen ($n = 100$) m errechnet haben, so tritt eine Verkleinerung dieses Wertes auf die Hälfte erst ein, nachdem wir noch 300 weitere Individuen in unsere Untersuchung einbezogen haben, so daß $n = 2^2 \cdot 100$ ist. Jetzt haben wir nämlich — vorausgesetzt, daß Mittelwert und Streuung den gleichen Wert behalten haben, was natürlich eben nur eine theoretische Annahme ist — in den beiden Fällen

1. $m_1 = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{100}} = \pm \frac{\sigma}{10}$

2. $m_2 = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{400}} = \pm \frac{\sigma}{20} = {}^1/_2\, m_1.$

Wir halten diese wichtige Beziehung fest: Der mittlere Fehler m des Mittelwertes einer Variationsreihe ist gleich der Streuung σ dividiert durch die *Wurzel* aus der Zahl *(n)* der untersuchten Einzelvarianten.

Berechnung von m. Man kann sich im allgemeinen die Berechnung des Wertes von σ ersparen und führt, wenn man bei der logarithmischen Berechnung für σ soweit ist, daß man dessen Numerus aufschlagen könnte, gleich die Rechnung $\frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ aus, indem man ${}^1/_2 \log n$ von $\log \sigma$ subtrahiert. So erhält man den $\log m$, dessen Numerus man aufschlägt.

Zusammenfassung. Auf die Bedeutung von m beim Vergleich von Variationsreihen kommen wir in der folgenden Übung zu sprechen. Wir haben jetzt aber die zahlenmäßige Darstellung unseres Variationsmaterials beendet. Sie umfaßt in ihrer endgültigen Form 3 [bzw. 4] Werte:

1. die Individuenzahl n,
2. den Mittelwert M, der die durchschnittliche Variantengröße angibt,

[evtl. die Streuung σ, die über die Häufigkeitsverhältnisse und die Grenzen der Variantenverteilung Auskunft gibt,]

3. den mittleren Fehler m des Mittelwertes, der angibt, innerhalb welches Schwankungsspielraums der ideale Mittelwert (bei $n = \infty$) liegen würde. Man setzt m einfach hinter M, so daß man 2. und 3. *gemeinsam* anführt (s. das folg. Beispiel).

Beispiel. Ergebnisse einer Messung der Länge von Pflaumenkernen:

$n = 924$
$M = 24{,}57 \pm 0{,}09$ mm
$[\sigma = \pm 2{,}62$ mm$]$

Übung 4.

Vergleich zweier Variationszahlen mittels *m*.

Material und Aufgabe.

Jeder Teilnehmer berechnet für die von ihm gemessene Zahl von Pflaumenkernen (Bohnen) Mittelwert und mittleren Fehler. Sind diese Werte mit den für die Gesamtzahl n gefundenen Werten identisch?

Auswertung.

I. Der mittlere Fehler m als Vergleichsmittel. Der mittlere Fehler m beweist seine Bedeutung als wichtiges Hilfsmittel bei der Auswertung von Zahlenergebnissen besonders da, wo es gilt, zwei Zahlenergebnisse irgendwelcher Art miteinander zu vergleichen, wo die Frage also lautet: Darf ein vorliegendes Zahlenpaar als übereinstimmend, darf es als different angesehen werden oder nicht?

1. Übereinstimmung der Variationsreihen. Wir hatten für 924 Kerne die Zahl $M = 24{,}57 \pm 0{,}09$ mm ermittelt (S. 27). Ein einzelner Teilnehmer mag für 100 Kerne ($n' = 100$) $M' = 24{,}35 \pm 0{,}23$ gefunden haben. M und M' stimmen nicht genau überein; wir erwarten aber ihre Übereinstimmung schon deshalb, weil beide Messungen am gleichen Material, nur an verschiedenen Individuenmengen, stattgefunden haben. Wäre indessen die zweite Messung an 100 Kernen von einem anderen Pflaumenbaum ausgeführt worden, so läge doch die berechtigte Frage vor, ob die durchschnittliche Kerngröße der beiden Bäume die gleiche ist oder nicht. Nun wissen wir aber ohnehin, daß es falsch ist, zu sagen, M sei $= 24{,}57$, M' aber $= 24{,}35$; es ist ja eben $M = 24{,}57 \pm$ seinem Fehlerspielraum 0,09. Rechnen wir zu M und M' die dreifachen mittleren Fehler hinzu bzw. ziehen wir sie von M und M' ab, so erhalten wir die Grenzen für die idealen Werte (Abb. 10):

Der ideale M liegt zwischen $24{,}57 \pm 3 \cdot 0{,}09$, d. h. zwischen 24,30 und 24,84.
„ „ M' „ „ $24{,}35 \pm 3 \cdot 0{,}23$, „ „ „ 23,66 „ 25,04.

Das bedeutet aber: jeder nur mögliche Wert von M ist zugleich ein möglicher Wert von M'. Man kann also, da M' aus einer wesentlich geringeren Individuenzahl gewonnen wurde als M — wir sehen hier deutlich auf der einen Seite wenig Individuen und große Fehlerstreuung, auf der anderen Seite viel Individuen und geringere Fehlerstreuung —, mit großer Wahrscheinlichkeit auf die Identität der Variation in den beiden Reihen schließen.

2. Verschiedenheit der Variationsreihen. Hätten wir, um ein fiktives Beispiel zu benutzen, für 2 Variationsreihen die Werte $M_1 = 16{,}25 \pm 0{,}14$ und $M_2 = 17{,}36 \pm 0{,}12$ erhalten, so läge die Sache ganz anders. Die idealen Mittelwerte lägen hier zwischen den Grenzen 15,83 und 16,67 bzw. 17,00 und 17,72. Auch unter Berücksichtigung der Unsicherheit der Mittelwerte liegen diese doch so weit auseinander, daß alles dafür spricht, daß es sich um die Werte für zwei voneinander verschiedene Variationsreihen handelt (Ab-

bildung 11). Wenn nun die Individuen, aus denen M_1, und diejenigen, aus denen M_2 erhalten wurde, unter genau den gleichen äußeren Bedingungen gelebt hätten, so könnte man weiterhin schließen, daß sich in der deutlichen Verschiedenheit von M_1 und M_2 eine innere Verschiedenheit der Ausgangsmaterialien widerspiegele, d. h. daß bei diesen erbliche Differenzen vorhanden seien. Bei verschiedener äußerer Lebenslage der geprüften Individuen wäre ein solcher Schluß natürlich unzulässig; die Verschiedenheit von Mittelwert und Streuung könnte dann auch mit den schlechteren Lebensbedingungen der einen Reihe ($M_1 = 16{,}25$) und den besseren Bedingungen der zweiten

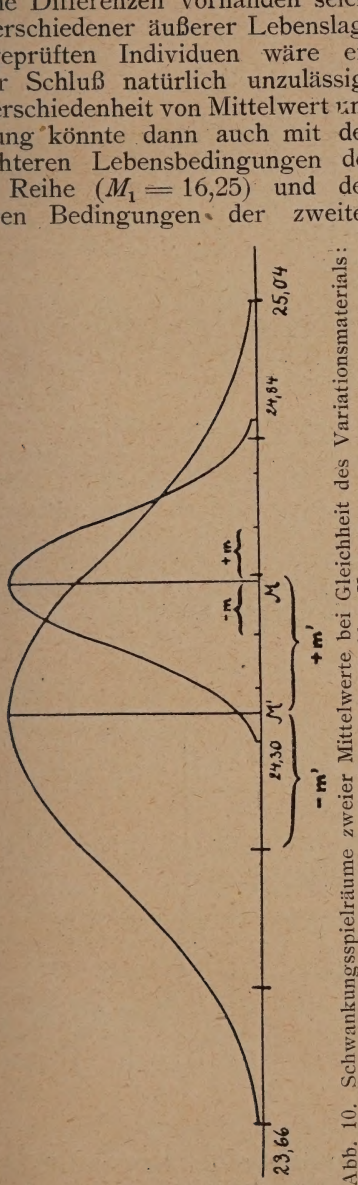


Abb. 10. Schwankungsspielräume zweier Mittelwerte bei Gleichheit des Variationsmaterials: teilweise Deckung der beiden Kurven.

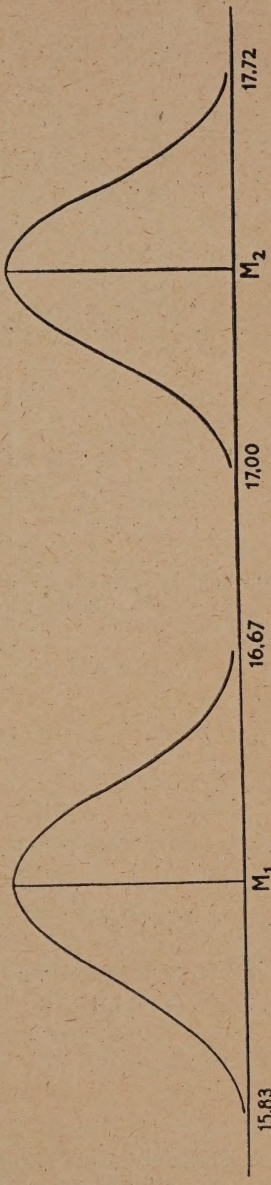


Abb. 11. Schwankungsspielräume zweier Mittelwerte bei Verschiedenheit des Variationsmaterials: keinerlei Deckung der beiden Kurven.

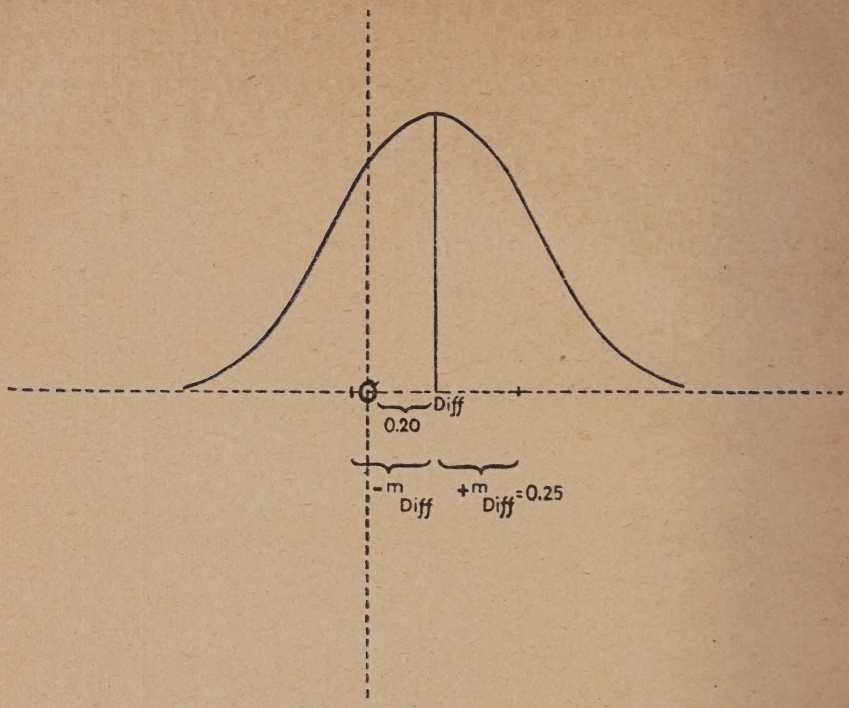


Abb. 12. Schwankungsspielraum von $m_{Diff.}$ bei Gleichheit des Variationsmaterials: der Nullpunkt liegt innerhalb der Kurve.

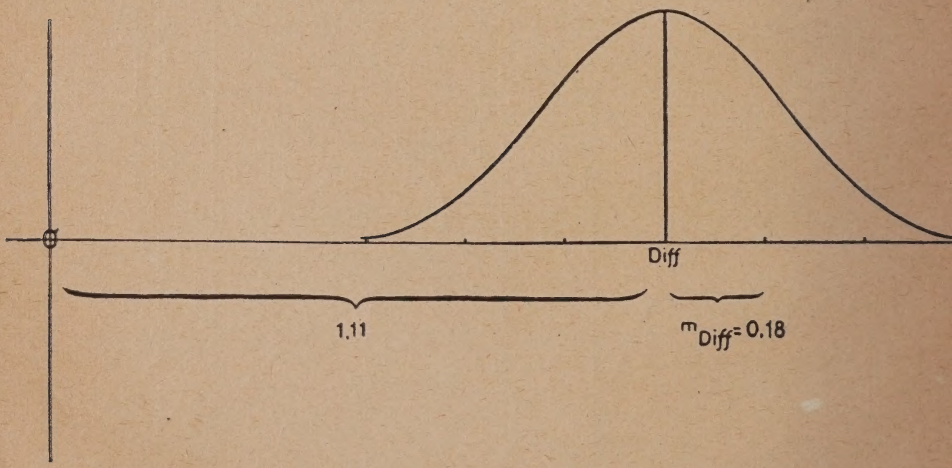


Abb. 13. Schwankungsspielraum von $m_{Diff.}$ bei Verschiedenheit des Variationsmaterials: der Nullpunkt liegt außerhalb der Kurve.

Reihe mit dem größeren $M_2 = 17{,}36$ zusammenhängen oder schließlich aus der Zusammenarbeit von genotypischer und Lebenslage-Unterschiedlichkeit entspringen.

II. Prüfung mittels $m_{Diff.}$. Wir können bei der Prüfung auch so vorgehen: Die Differenz *Diff.* zwischen den beiden Mittelwerten, die miteinander zu vergleichen sind, besitzt, wie jede unserer Zahlenangaben, einen Fehlerspielraum, und wir kennen auch bereits die Formel für den mittleren Fehler einer Differenz zweier variabler Größen (vgl. S. 25):

$$m_{Diff.} = \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2}.$$

Wenn nun der Wert der Differenz selber kleiner oder nur wenig größer als ihr mittlerer Fehler $m_{Diff.}$ ist, so darf man nicht von einer Verschiedenheit von M_1 und M_2 sprechen. Ist *Diff.* doppelt so groß als $m_{Diff.}$, so ist schon eine ziemliche Wahrscheinlichkeit, aber durchaus noch keine Sicherheit, für eine Verschiedenheit gegeben. Ist aber die Differenz dreimal oder mehr als dreimal so groß wie der mittlere Fehler der Differenz, also

$$\frac{Diff.}{m_{Diff.}} = 3 \text{ oder } > 3,$$

so dürfen wir mit höchster Wahrscheinlichkeit von einer vorliegenden Verschiedenheit zwischen M_1 und M_2 sprechen. Denn in diesem Falle liegt der Wert $Diff. = 0$ außerhalb der Schwankungsbreite des empirischen Wertes *Diff.*; wenn aber *Diff.* nicht $= 0$ sein kann, so muß eine Differenz vorhanden sein. Abb. 13 veranschaulicht dies für den vorhin gegebenen fiktiven Fall.

Die Berechnung von $m_{Diff.}$ ist sehr einfach. Wir erhalten bei den beiden in dieser Übung benutzten Beispielen folgende Werte:

1. $\frac{Diff.}{m_{Diff.}} = \frac{0{,}20}{0{,}25} = 0{,}8$ (Abb. 12); keine Differenz.

2. (fiktives Beispiel). $\frac{Diff.}{m_{Diff.}} = \frac{1{,}11}{0{,}18} = 6, . .$; Differenz (Abb. 13).

Übung 5.

Kontinuierliche Variation beim Menschen.

Material und Aufgabe.

Bei Messungen der Körpergröße von 26 000 nordamerikanischen Soldaten ergaben sich — bei Reduktion der Individuenzahl auf $n = 1000$ — folgende Zahlen:

Körpergröße in Zoll	60 u. weniger	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75 u. mehr
Individuen in ‰	2	2	20	48	75	117	134	157	140	121	80	57	26	13	5	3

Die Messungsergebnisse sind variationsstatistisch zu bearbeiten.

Ergebnis. Die Arbeit ist beendet, wenn die graphische Darstellung ausgeführt und $M \pm m$ ermittelt ist.

Übung 6.

Diskontinuierliche Variation.

Material und Aufgabe.

Eine größere Anzahl (300—500 oder mehr) an gleichem Standort gesammelter Kornblumen *(Centaurea cyanus)* werden unter die Kursteilnehmer verteilt. Statt frischen Materials läßt sich in 4% Formalin konserviertes benutzen, das einen Tag vor der Übung in Wasser gut ausgewaschen wird.

Die Variation der Randblütenzahl bei der Kornblume ist zu untersuchen.

Die Randblüten werden mit einer Pinzette sorgfältig ausgezupft. Pflanze für Pflanze wird durchgezählt und in einer nach steigenden Zahlen geordneten Übersicht gebucht. Die variationsstatistische Arbeit geschieht in der bereits geübten Weise: graphische Darstellung, *M, m.*

Auswertung.

1. Der Mittelwert ist eine Dezimalzahl. Diese Zahl als die durchschnittliche Randblütenzahl zu bezeichnen, stellt natürlich eine Abstraktion dar. Bei der kontinuierlichen Variation gibt es reale Individuen, die der betreffenden Mittelwertklasse angehören, bei der diskontinuierlichen Variation gibt es keine realen Repräsentanten des Mittelwerts.

2. Die Schiefheit des Polygons ist zu beachten: Maximale Individuenzahl und Mittelwert liegen eine beträchtliche Strecke voneinander entfernt (vgl. S. 23). Besonders deutlich tritt diese Abweichung von der symmetrischen Binomialkurve in der graphischen Darstellung hervor.

II. Teil. Kreuzungsanalyse.

Übung 7.

Ausführung eines Mendel-Versuchs mit *Drosophila melanogaster.*

Material und Aufgabe.

Jeder Teilnehmer erhält zwei Reinzuchten von Fruchtfliegen *(Drosophila melanogaster)*, die nur wenige Tiere zu enthalten brauchen: 1. normal rotäugige Tiere, 2. Tiere der Mutation weißäugig. Ferner erhält er ein Gläschen mit einem Fliegenpärchen, und zwar stammt das Weibchen aus der Reinzucht rotäugiger, das Männchen aus der Reinzucht weißäugiger Tiere; es ist aufs sorgfältigste darauf zu achten, daß das Weibchen bis zur Paarung mit dem weißäugigen

Versuchsmännchen unbefruchtet war. Es sind zwei Zuchtversuche — bei Zeitknappheit nur der erste — durchzuführen:

I. Aus der Eltern-Generation (*P*-Generation) weißäugig ♂ × rotäugig ♀ sind die Nachkommen (F_1-Generation) zu züchten. Die Fliegen dieser F_1-Generation sind untereinander — am besten in Einzelpärchen, sonst als Massenzucht — zur Fortpflanzung zu bringen. Die Tochter-Generation aus dieser Kreuzung (F_2-Generation) ist Tier für Tier auf die Augenfarbe hin — wenn möglich, auch auf das Geschlecht — zu untersuchen.

II. Ein rotäugiges Weibchen aus der F_1-Generation von Versuch I ist mit einem weißäugigen Männchen (aus F_2 von Versuch I oder aus der Reinzucht) zu kreuzen. Die Nachkommen dieser Kreuzung weißäugig ♂ × rotäugig F_1-♀ sind auf Augenfarbe — und Geschlecht — hin zu untersuchen. (Auf das Unbefruchtetsein des rotäugigen F_1-Weibchens ist wieder sorgfältig zu achten.)

Versuchstechnik.

Untersuchung von Augenfarbe und Geschlecht. Die Rot- und Weißäugigkeit ist für die meisten Beobachter ohne Hilfsmittel leicht unterscheidbar; für schwächere Augen genügt schwache Lupenvergrößerung. Das Geschlecht ist bei Lupenvergrößerung oder bei schwacher mikroskopischer Vergrößerung festzustellen. Die beiden Geschlechter sind leicht daran zu unterscheiden, daß die Vorderbeine des Männchens am ersten Tarsalglied eine Reihe kleiner, steifer, dunkel gefärbter Borsten tragen, die wie ein Kamm aussehen, während den Vorderbeinen des Weibchens ein solcher Kamm fehlt (Abb. 14). Zur Demonstration der Geschlechtsunterschiede — zu Beginn der Versuche — benutzt man zweckmäßig ungefärbte Totalpräparate männlicher und weiblicher Vorderbeine in Kanadabalsam, die man in zwei Mikroskopen nebeneinander zeigt.

Zuchttechnik. Als Zuchtgläser dienen weithalsige, etwa 10—12 cm hohe sog. Pulverflaschen, die mit einem Zellstoff- oder Wattebausch gut verschlossen werden; zwischen Wattepfropf und Halswandung dürfen keine Lückenräume freibleiben, die den Tieren ein Entweichen möglich machen.

Am Boden des Zuchtglases befindet sich die Futtermasse. Am zweckmäßigsten sind gegorene Bananen; in Scheiben geschnitten, zwischen die man geringe Mengen Hefe streut, geraten die Bananen bald in Gärung, und von der dickbreiigen Masse, die man in einem besonderen Topf — sorgfältig verschlossen, um eine Eiablage entkommener Fliegen zu verhindern — aufbewahrt, gibt man 3—5 Teelöffel ins Zuchtglas. Statt Bananen kann man auch gehälftete und entkernte saftige Pflaumen, Stücke von weichen Birnen, Pflaumenmus u. ä. verwenden; stets ist ein Zusatz von Hefe, dem eigentlichen Futter der Larve, erforderlich. Die Futtermasse muß dickbreiig und darf nicht sauer sein; Flüssigkeit darf nicht darüberstehen und Schimmel nicht das Futter überziehen. In solchen Fällen setzt man die Fliegen in ein anderes Gefäß um, hält das bisherige aber unter weiterer Beobachtung, da vorher möglicherweise schon Eiablage erfolgt ist und die Aufzucht der Tiere vielleicht trotz der Futterverunreinigung gelingt.

In die Zuchtgläser werden ein paar Fließpapierstreifen hineingestellt oder schräg hineingelehnt, damit die Fliegen in der oft großen Feuchtigkeit ihres Behältnisses eine trockene Lauf- und Anfluggelegenheit haben.

Alle 14 Tage etwa setzt man die Fliegen der Reinkulturen um; die bisherigen Zuchtgläser scheiden damit aber keineswegs aus der

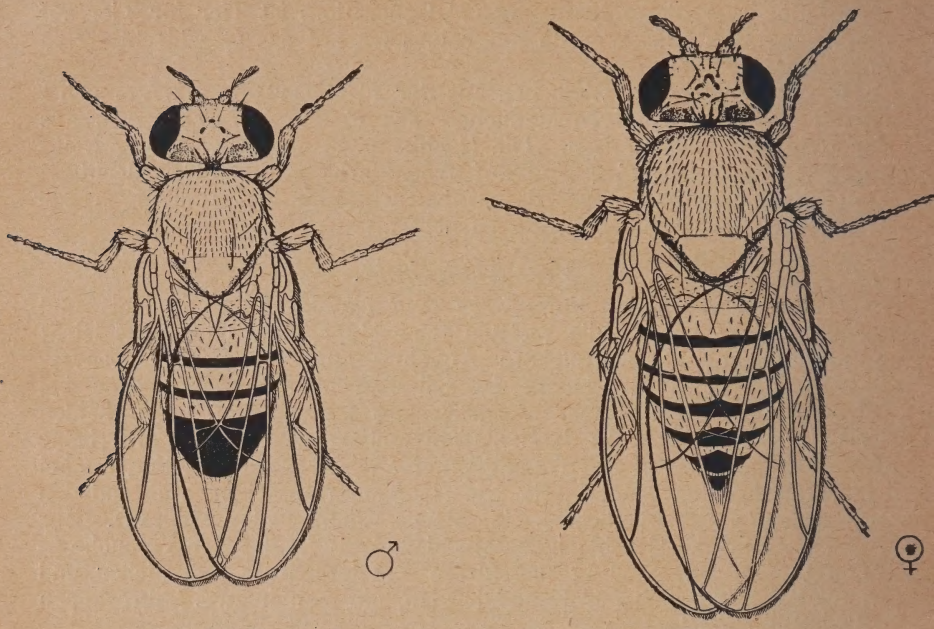


Abb. 14. *Drosophila melanogaster*, Männchen und Weibchen. (Nach Morgan aus Morgan-Nachtsheim, Stoffliche Grundlage.)

Abb. 15. *Drosophila melanogaster*, rotäugiges und weißäugiges Tier. (Nach Morgan und Bridges.)

Weiterpflege aus, da erst die in ihnen enthaltenen Larven und Puppen ihre Entwicklung vollendet haben müssen. Die auf 3—5 Teelöffel angegebene Futtermasse reicht zur Heranzucht einer Generation aus. Wird das Futter knapp oder trocken, so gibt man — nach vorheriger vorläufiger Entfernung der Fliegen — frisches Futter hinzu.

Beim Umsetzen der Tiere verfährt man am zweckmäßigsten in folgender Weise: Man lockert zuerst den Wattebausch, stößt dann

das Zuchtglas leicht, aber doch mit genügender Stärke, mehrmals schnell hintereinander auf die Hand, den Oberschenkel, ein vielfach gefaltetes Tuch oder eine andere weiche Unterlage auf, entfernt rasch den Pfropfen und stülpt ein leeres Glas von gleicher Halsweite wie das Zuchtglas auf dieses auf. Dann dreht man die beiden fest aneinanderschließenden Gläser so herum, daß der Boden des leeren Glases zum Lichte hinzeigt; womöglich verdunkelt man noch mit den Händen das Zuchtgefäß. Die vorher durch den Stoß hinabgeschleuderten Fliegen begeben sich sehr bald in überwiegender Mehrzahl in das leere Glas. Nach wenigen Minuten hebt man die beiden Gläser auseinander, verschließt sie, das neue Glas in eben seiner bisherigen Lage, und schüttet schließlich die Fliegen aus dem leeren Gefäß in ein fertiges Zuchtglas, eventuell unter Zwischenschaltung eines Trichters. Es ist peinlichst darauf zu achten, daß in dem Umsetzgefäß keine Fliege zurückbleibt, die bei weiterer Umsetzarbeit in ein falsches Glas kommen und die Zuchtergebnisse fälschen könnte!

Will man nur einzelne Fliegen zum Zweck der Isolierung und planmäßigen Kreuzung aus dem Zuchtglas herausholen, so stülpt man auf dieses einen Glastrichter, der mit seinem Rande über die Ränder des Flaschenhalses herübergreift und gut an sie anschließt, hält Glas und Trichter mit der linken Hand zusammen und hält mit der rechten ein entsprechend enges Röhrchen an die Trichterhalsöffnung — der Trichter steht ja verkehrt, mit der Weite nach unten, auf dem Zuchtglas —. Die im Gänsemarsch durch das Trichterrohr zum Licht hinlaufenden Fliegen läßt man einzeln in das Röhrchen hinein, schließt das Trichterrohr mit einem linken, das Röhrchen erst mit einem rechten Finger, dann mit einem Wattepfröpfchen, und isoliert so in einer Anzahl von Röhrchen die gewünschten Tiere. Läuft das Röhrchen schmal zu, so kann man das darin befindliche Tier durch einen gerade ausreichend tief hineingedrehten Wattezopf festhalten und unter dem Mikroskop oder der Lupe untersuchen.

Eine zweite Methode zum Sortieren und Isolieren der Fliegen empfiehlt Morgan. Man führt die Tiere in ein leeres Glas über, betäubt sie in 1—2 Minuten mit einem leicht ätherbetropften Wattebausch und schüttet sie dann zum Zweck der Untersuchung mit Lupe oder Binokularmikroskop auf weißes Papier.

Tiere, die man untersuchen, aber nicht weiterzüchten will — etwa die zu prüfende F_2-Generation unseres Versuches I —, kann man nach etwas längerer Ätherisierung in 50% Alkohol schütten und darin aufbewahren und untersuchen.

Die Zuchtgläser werden in Zimmertemperatur gehalten; man hält die Tiere aber besser wärmer als zu kalt, stellt sie in Nähe des Ofens, auf einen Thermostaten o. ä.

Wenige Tage nach dem Zusammensetzen eines Zuchtpärchens bemerkt man im Futterbrei bereits kleine Maden, die schnell heranwachsen und sich am Wattepfropfen, an den Glaswänden, am Fließpapierstreifen, auf dem Bodenbelag verpuppen.

Beim Auftreten der ersten Puppen entfernt man sofort die Elterntiere, um sicher zu sein, daß alle im Glase befindlichen Individuen der gleichen Generation angehören.

Sollen die Tiere nach ihrem Ausschlüpfen aus der Puppe zu weiteren Kreuzungsversuchen benutzt werden, so tut man gut, die Puppen bereits zu isolieren, um so ganz sicher unbefruchtete Tiere zur Verfügung zu haben. Rot- und Weißäugigkeit erkennt man an älteren Puppen sehr leicht. Man kann die Puppen auch im alten Zuchtglas belassen, muß dann aber sofort nach dem Schlüpfen der ersten Tiere damit beginnen, in regelmäßigen, möglichst kurzen Zwischenräumen die geschlüpften Tiere zu entfernen. Es genügt im allgemeinen, zweimal (oder auch nur einmal) täglich die frisch geschlüpften Tiere abzufangen; man kann aber, wenn zwischen zwei Entleerungsterminen mehr als sechs Stunden verstrichen sind, der Jungfräulichkeit der Weibchen nicht mehr ganz sicher sein.

Die Dauer der Versuche ist von der Temperatur abhängig, bei der sie durchgeführt werden. Man kann aber im Ganzen rund drei Wochen als den zwischen zwei Generationen verstreichenden Zeitraum rechnen. Beim Unterricht muß man demgemäß auf rechtzeitigen Beginn der Versuche achten; die Verteilung des Materials und die Zuchtanweisung läßt sich ja an jeder beliebigen Stelle unserer Übungen einschalten.

Jeder Teilnehmer kann die Versuche leicht zu Hause durchführen; das Nachsehen der Versuchsgläser, besonders zur Zeit des Schlüpfens, wird dadurch ja nur erleichtert.

Daß sämtliche Gläschen stets sofort mit einer alle notwendigen Angaben, auch das Datum tragenden Etikette zu versehen sind und daß über den Versuchsverlauf ein ebenfalls alle Einzelangaben enthaltendes Protokoll zu führen ist, sei schließlich ausdrücklich gesagt.

Versuchsergebnisse.

Die Ergebnisse der beiden Versuchsreihen stellen sich folgendermaßen dar:

I. Versuch.

P: weißäugig ♂ × rotäugig ♀

F_1: nur rotäugige ♂♂ und rotäugige ♀♀

F_2: 25 % rotäugige ♂♂ + 50 % rotäugige ♀♀ + 25 % weißäugige ♂♂

II. Versuch.

weißäugig ♂ × rotäugig F_1-♀

25 % rotäug. ♂♂ + 25 % rotäug. ♀♀ + 25 % weißäug. ♂♂ + 25 % weißäug. ♀♀

Auswertung.

I. Versuch.

1. Die *P*-Tiere stammen aus Reinzuchten und sind demgemäß in Ansehung des Merkmalspaares rot-weiß — jede Mendel-Analyse bezieht sich auf Merkmalspaare, auf Merkmalsunterschiedlichkeiten — reinerbig (homozygot). Sie bilden demgemäß auch nur jedes

eine einzige Sorte von Keimzellen, das Weibchen nur solche, die „rote Augenfarbe“ übertragen (grob und kurz ausgedrückt), das Männchen nur solche, die „weiße Augenfarbe“ übertragen. Die F_1-Tiere sind demgemäß in ihrem Keimgut für das Merkmal der Augenfarbe aus „rot“ und „weiß“ zusammengesetzt: sie sind mischerbig (heterozygot). Man kann diese Verschiedenheiten der Erbstruktur durch Erbformeln zu kürzestem Ausdruck bringen. Man bezeichnet dabei die beiden Merkmale eines Paares mit dem gleichen Buchstaben und schreibt nur das eine Merkmal mit großem, das andere mit kleinem Buchstaben. Wir wollen den Faktor für rote Augenfarbe mit R, den für weiße mit r bezeichnen. Dann können wir die P-Fliegen schreiben: RR und rr, die F_1-Fliegen Rr. Äußerlich sind die F_1-Tiere aber genau so rot wie ihre rotäugige Mutter: Rotäugigkeit ist dominant über Weißäugigkeit, welche also rezessiv ist.

Die Keimzellen der F_1-Tiere Rr bekommen — dem Mendelschen Spaltungsgesetz zufolge — entweder die Anlage R oder die Anlage r mit. Kommen diese, kurzgesagt, „roten“ und „weißen“ Eier bei der Kreuzung der F_1-Pärchen zu einer völlig „zufälligen“ (vgl. über den Begriff des Zufalls S. 21/22) Verbindung mit „roten“ und „weißen“ Samenfäden im Befruchtungsvorgang, so können vier Kombinationen bei der Befruchtung zustande kommen, die für vier verschiedene Sorten von F_2-Tieren, nämlich RR, Rr, rR und rr, den Entwicklungsausgangspunkt darstellen. Von diesen Tieren sind nur die rr-Individuen reinerbig-weißäugig, die übrigen sind rotäugig, teils rein- (RR), teils mischerbig (Rr und rR, die ihrer Erbzusammensetzung nach identisch sind).

Bei Bildung der verschiedenen Keimzellsorten in gleichen Mengenverhältnissen müssen die RR-, Rr-, rR- und rr-Fliegen ebenfalls in gleicher Anzahl gebildet werden. Theoretisch ist also das Verhältnis 75% rotäugig : 25% weißäugig oder 3 : 1 zu erwarten. Unsere empirischen Zahlen sind diesem theoretischen Verhältnis mehr oder weniger angenähert; zur Illustration geben wir die von 10 F_1-Pärchen gewonnenen Zahlen nebenstehend wieder:

Nr. des Versuches	Rotäugig	Weißäugig	Zahl der Weißäugigen in %
1	459	114	24,84
2	304	74	24,34
3	195	51	26,15
4	411	95	23,11
5	331	83	25,08
6	290	72	24,83
7	294	57	19,39
8	348	74	21,26
9	356	92	25,84
10	230	48	20,87

Ein Schema des Erbganges mit Hilfe der Formeln läßt sich leicht entwerfen; wir empfehlen seine Anfertigung dem Leser.

2. Alle weißäugigen F_2-Tiere sind männlichen Ge-

schlechts. Rot- und Weißäugigkeit stellt ein geschlechtsgebundenes Merkmalspaar dar, d. h. ihr Erbgang geht der Verteilung der Geschlechtschromosomen (X-Chromosomen) auf die beiden Geschlechter parallel. Das Weibchen besitzt 2, das Männchen nur 1 X-Chromosom (Abb. 16). Das rotäugige Weibchen der *P*-Generation besitzt 2 X-Chromosomen, in deren jedem der Faktor *R* steckt (im Schema 2 schwarz ausgefüllte X). Das weißäugige Männchen hat nur 1 X-Chromosom, das den Faktor *r* trägt (im Schema weiß). Es entstehen in F_1 lauter rotäugige Tiere: zur Hälfte Männchen, die nur 1 „rotes" X-Chromosom von der Mutter her erhalten haben, während vom Vater her kein X-Chromosom und damit auch keinerlei Augenfarbfaktor geliefert wurde; zur Hälfte Weibchen, die 1 „rotes" und 1 „weißes" X-Chromosom besitzen. In F_2 treten wieder — Abb. 16 verdeutlicht das noch weiter — zur Hälfte Weibchen (mit 2 X-Chromosomen), zur Hälfte Männchen (mit 1 X-Chromosom) auf; die Weibchen sind abermals zur Hälfte reinerbig-rotäugig (2 rote X-Chromosomen), zur anderen Hälfte mischerbig-rotäugig (1 rotes, 1 weißes X-Chromosom, wie die F_1-Weibchen); die Männchen sind teils rotäugig (1 rotes X-Chromosom), teils weißäugig (1 weißes X-Chromosom, wie beim großelterlichen *P*-Männchen).

II. Versuch.

1. Die Kreuzung eines weißäugigen Männchens mit einem mischerbig-rotäugigen F_1-Weibchen ist in der unteren Hälfte der Abb. 17 dargestellt. Das Männchen bildet Samenfäden teils mit dem weißen X-Chromosom, teils ohne solches; das Weibchen bildet Eier, die stets ein X-Chromosom besitzen, aber die Eier übertragen in der Hälfte der Fälle „rot", in der anderen Hälfte „weiß". Bei der Befruchtung sind somit wieder vier Kombinationsmöglichkeiten gegeben, nämlich 1. reinerbig-weißäugige Weibchen, die von der väterlichen und von der mütterlichen Seite her je ein „weißes" X-Chromosom mitbekommen haben und in denen wir im Laufe unserer Versuche nun die ersten weiblichen Weißaugen auf dem Wege der Kreuzung erhalten haben, 2. weißäugige Männchen, die in ihrer Erbstruktur dem Vater, 3. rotäugig-mischerbige Weibchen, die der Mutter gleichen, endlich 4. rotäugige Männchen. Unsere theoretischen Verhältniszahlen sind also 1 : 1 : 1 : 1.

2. Durch Kreuzung der weißäugigen Tiere der soeben besprochenen Generation untereinander erhielte man eine Reinzucht weißäugiger Fliegen, da sämtliche in die Zucht eingehenden X-Chromosomen immer nur den Faktor *r* besäßen. Die Reinzuchten weißäugiger Tiere, auf die letzten Endes auch unsere Versuchstiere zurückgehen, sind in der Tat so gewonnen worden, daß heterozygot-rotäugige F_1-Weibchen mit ihren als Mutanten aufgetretenen Vätern rückgekreuzt wurden und so einen Grundstock beidgeschlechtlicher weißäugiger Tiere lieferten. Bei geschlechtsgebunden-rezessivem Erbgang erhält man bei Rückkreuzung das Merkmal als Besitz **beider** Geschlechter.

3. Das Schema Abb. 17 zeigt, daß bei der Kreuzung eines weißäugigen Weibchens mit einem rotäugigen Männchen in der F_1-Generation

dieselben beiden Genotypen entstehen, die unserem Versuch II als Ausgangstiere dienten. Es ist lohnend, den im vorigen Absatz und den soeben angedeuteten Versuch ebenfalls durchzuführen. Nähere Angaben dazu erübrigen sich.

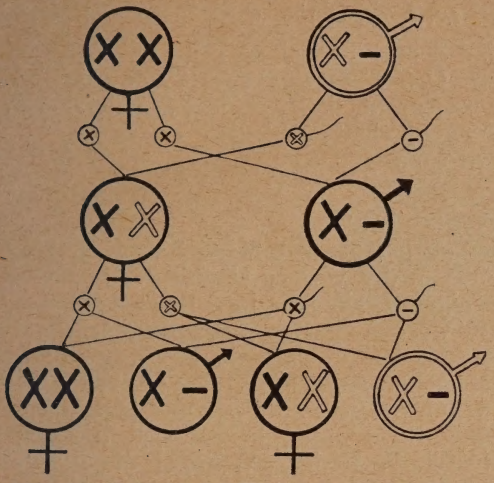


Abb. 16. Schema der Kreuzung eines rotäugigen *Drosophila*-Weibchens mit einem weißäugigen Männchen.

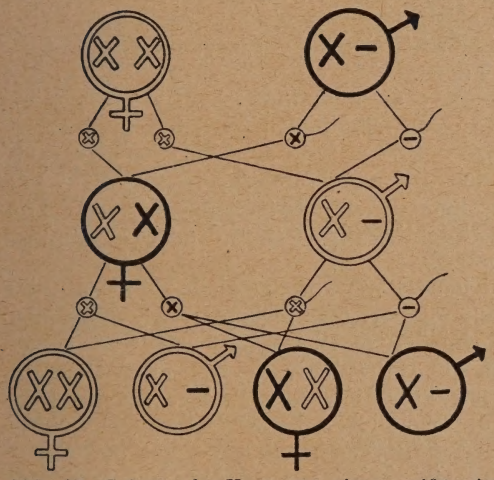


Abb. 17. Schema der Kreuzung eines weißäugigen *Drosophila*-Weibchens mit einem rotäugigen Männchen.

Spaltungszahlen. Die exakte Analyse der Mendel-Zahlen, die sich bei unseren Versuchen I und II ergeben, wird in Übung 10 durchgeführt. Daß sie der theoretischen Forderung 75 % : 25 % bzw. 25 % : 25 % : 25 % : 25 % in mehr oder weniger hohem Grade nahekommen, sagten wir bereits.

Übung 8.

Ausführung eines Mendel-Versuchs mit *Urtica*.

Material und Aufgabe.

Jeder Teilnehmer erhält eine Schale mit einer größeren Zahl F_2-Pflänzchen aus der Kreuzung *Urtica pilulifera* × *U. p. Dodartii*. Pflänzchen für Pflänzchen ist auszurupfen, die Blattform zu untersuchen und auszuzählen, in welchen Mengenverhältnissen die Pflanzen der verschiedenen Blattformen vertreten sind.

Versuchstechnik.

Die Vorbereitungen zu diesem botanischen Mendel-Versuch sind sehr viel langwieriger als bei dem in der vorigen Übung geschilderten zoologischen, indem sie nicht weniger als ein Jahr in Anspruch nehmen. Der Versuch sei aber für Fälle, wo Schulgärten u. ä. zur Verfügung stehen, angeführt.

Die beiden für den Versuch benutzten Ausgangsformen (Abb. 18 *a*, *b*) sind die südeuropäische Brennessel *Urtica pilulifera* und ihre Varietät *U. p. Dodartii*. Die beiden Formen unterscheiden sich dadurch, daß die erstere scharf gezähnte Blätter besitzt, während die Blätter der zweiten nur ganz schwach gezähnt oder fast ganzrandig sind.

Man sät zeitig im Frühjahr — im Zimmer etwa im Februar — Früchtchen der beiden Varietäten in Töpfe aus, die modrig feuchte, womöglich vorher durch Kochen sterilisierte Gartenerde enthalten. Die jungen Pflänzchen, die genügend Licht haben müssen, überträgt man später jede in einen einzelnen Topf.

Da die Pflanzen einhäusig sind, so muß man, um die Versuche wunschgemäß leiten zu können, die männlichen bzw. die weiblichen Blüten von der einzelnen Pflanze entfernen; da sich die geschlechtlich differenten Blüten auf verschiedenen Ästen befinden, so geschieht die Kastration einfach durch Abschneiden der betreffenden Äste. Die weiblichen Blüten sind an ihrer kugeligen Gestalt und an ihrer pinselförmigen Narbe leicht zu erkennen.

Zur Blütezeit — die männlichen Blüten öffnen sich früher als die weiblichen — stellt man Pflanzen mit nur männlichen Blüten der einen Form mit Pflanzen mit nur weiblichen Blüten der anderen Form nahe zusammen und überläßt die Bestäubung — wie in der freien Natur — dem Wind; oder man überträgt mit Nadel, Pinsel oder Pinzette den Blütenstaub auf die weiblichen Blüten. Es bleibt dabei grundsätzlich gleichgültig, ob man *pilulifera*-Staub auf *Dodartii*-Narben bringt oder umgekehrt; ersteres ist indes aus praktischen Gründen vorzuziehen.

Die Früchtchen dieser *P*-Pflanzen sät man noch im gleichen Jahre aus — etwa im Juli —. Die heranwachsenden F_1-Pflanzen isoliert man wieder in Einzeltöpfen, überläßt sie aber sich selber. Es tritt dann Selbstbestäubung und reichliche Früchtchenbildung ein.

Diese Früchtchen — aus denen also die F_2-Pflanzen hervorgehen sollen — sät man im folgenden Jahre in größeren Portionen — etwa

zu je 300 — in flachen Schalen (etwa 35 × 25 cm) mit Gartenerde aus und erhält im Verlaufe von etwa drei Wochen Pflänzchen, die für die morphologische Untersuchung genügend groß sind.

Da sich die Früchtchen viele Jahre lang aufheben lassen, ohne ihre Keimfähigkeit zu verlieren, so kann man P-, F_1-, F_2-Früchtchen vorrätig halten und die verschiedenen Früchtchenarten zu gleicher Zeit anbauen, um so

1. an den P-Pflanzen die Versuchstechnik zu zeigen;
2. an den F_1-Pflanzen ihre übereinstimmende Bastardgestaltung zu demonstrieren;
3. die F_2-Pflanzen untersuchen und auszählen zu lassen.

Abb. 18. *a* Blatt von *Urtica pilulifera*. *b* Blatt von *Urtica p. Dodartii*. *c* Das erste Laubblattpaar und je ein Blatt des zweiten und dritten Laubblattpaares von *Urtica pilulifera*. *d* Die entsprechenden Blätter einer heterozygoten Pflanze. (Nach C. Correns.)

Versuchsergebnis.

Es handelt sich — wie beim *Drosophila*-Versuch — um einen Fall von Monohybridität. Die Bastardpflänzchen gleichen dem *pilulifera*-Elter. Bei sorgfältiger Beobachtung lassen sich aber die heterozygoten Pflänzchen mit ziemlich hoher Sicherheit von den homozygoten *pilulifera*-Pflanzen an den beiden ersten Laubblättern unterscheiden (Abb. 18 *c*, *d*). An diesen reicht nämlich die Zähnelung bei reinerbigen *pilulifera*-Exemplaren weiter an die Blattspitze hinauf als bei den mischerbigen Pflanzen, so daß bei letzteren der oberste Blattzahn relativ länger und schmäler ist als bei den homozygoten. Bei genauerer Untersuchung wird man also das Spaltverhältnis 1 : 2 : 1 erhalten, bei weniger genauer das Verhältnis 3 : 1.

Übung 9.

Glasperlen-Versuch über die Zufallsverteilung der Gene.

Material und Aufgabe.

I. In eine Anzahl Farbgläschen (ca. 12 cm hoch, 5 cm Durchmesser) werden 2 × je 50 Glasperlen von gleicher Größe, aber verschiedener Farbe hineingezählt und gut durcheinandergerührt und -geschüttelt. Dann erhalten immer zwei Kursteilnehmer zusammen zwei Gläschen. Der eine entnimmt, ohne hinzusehen, jedem Glas eine Kugel, legt sie wieder zurück, schüttelt und rührt den Inhalt jedes Glases von neuem gut durcheinander, entnimmt abermals je eine Kugel usw., insgesamt 100 mal. Der zweite Versuchsteilnehmer protokolliert, welche Farbzusammenstellung jede einzelne Ziehung ergibt, und stellt zum Schluß fest, wieviel Fälle auf die verschiedenen Farbkombinationen kommen.

II. Eine zweite Versuchsanordnung vereinigt drei Praktikanten, von denen einer protokolliert, die beiden anderen je ein Gläschenpaar erhalten, möglichst mit verschiedener Farbzusammenstellung (etwa zweimal weiß-blau und zweimal rot-grün).

III. Entsprechende Ziehungen können von vier Teilnehmern mit drei Gläserpaaren durchgeführt werden.

Bei II und III fertigt der Protokollführer gleich zu Versuchsbeginn ein Kombinationsschema in genügender Größe an, in das er die einzelnen Ziehungen durch Striche einträgt.

Auswertung.

Die Versuche sollen die Zufallsverteilung (über den Zufallsbegriff vgl. S. 21/22) der Erbanlagen (Gene) bei der Befruchtung mischerbiger (heterozygoter) Organismen (z. B. F_1-Individuen) veranschaulichen, Versuchsanordnung I für eine einmerkmalige (monohybride) Kreuzung, II für eine zweimerkmalige (dihybride), III für eine trihybride Kreuzung. Bleiben wir zunächst bei Versuch I, so stellen die beiden Gläser mit zur Hälfte farblosen (weißen), zur Hälfte farbigen Kugeln die Keimdrüsen der beiden Bastarde dar. Wenn aus jedem Glas eine Kugel gezogen wird, so ist es offenbar rein vom Zufall abhängig, ob aus dem ersten Glas eine weiße, aus dem zweiten wieder eine weiße Kugel gezogen wird, oder ob zu der zuerst gezogenen weißen eine farbige hinzutritt, oder ob schließlich zu einer zuerst gezogenen farbigen Kugel eine weiße oder farbige zweite Kugel kommt. Werden nun die gezogenen Kugeln immer wieder zurückgelegt und mit den übrigen gut durcheinandergemischt, so werden ganz ähnliche Verhältnisse, wie sie für die erste Kugelziehung bestanden, immer wieder neu für die zweite, dritte, überhaupt für sämtliche Ziehungen gelten, und kleine Einzelabweichungen entscheiden darüber, welche Kugel jeweils „zufällig" zur Ziehung kommt. Im ganzen würde man unter den 100 Ziehungen theoretisch zu gleichen Teilen folgende Kombinationen erwarten:

weiß-weiß, weiß-farbig, farbig-weiß, farbig-farbig

oder, wenn man nicht auf die Reihenfolge der beiden Kugeln, sondern nur auf die Art der Farbzusammenstellung sieht:

25 % weiß-weiß, 50 % weiß-farbig, 25 % farbig-farbig.

Diese prozentuale Verteilung der Kugeln entspricht der prozentualen Verteilung der Erbanlagen bei der Kreuzung monohybrider Bastarde.

Bei Versuch II würde eine Zahlenverteilung zu erwarten sein, wie sie die nachstehende Tabelle zeigt.

	weiß weiß	weiß blau	blau blau
rot rot	1	2	1
rot grün	2	4	2
grün grün	1	2	1

Wir finden eine mehr oder weniger weitgehende Annäherung der Kugelziehungsergebnisse an die theoretischen Zahlen bei Versuch I; bei II und III bedarf es — der größeren Zahl der Kombinationsmöglichkeiten entsprechend — schon erheblich zahlreicherer Ziehungen, um eine ganz deutliche Übereinstimmung zwischen Erwartung und Versuchsergebnis zu erhalten. Diese Abweichungen, die sich einer genaueren Analyse nach der in der folgenden Übung zu behandelnden Methode unterziehen lassen, zeigen anschaulich, wie bei einem sich auf ein anorganisches Material beziehenden und leicht übersehbaren Fall keine „idealen" Zufallsverhältnisse herrschen und damit keine völlige Deckung von theoretischer Erwartung und Versuchsergebnis zustandekommt, wie wir also berechtigt sind, auch bei stärkeren Abweichungen eines organischen Materials doch eine grundsätzliche Übereinstimmung von Erfahrung und Erwartung anzunehmen. Unser Bestreben muß es aber sein, Zahlen zu erhalten, die auch vom Standpunkt einer exakten Prüfung aus als hinreichend mit der Theorie übereinstimmend bezeichnet werden dürfen, die also einer fehlertheoretischen Kritik standhalten. Von dieser handelt die folgende Übung.

Übung 10.

Die Prüfung von Mendel-Zahlen.

Material und Aufgabe.

Die Versuchsergebnisse der *Drosophila*-Kreuzungen sind rechnerisch zu bearbeiten. Sind die Versuche noch nicht beendet, so können einige der Zahlenangaben der Tabelle auf S. 37 den Rechnungen zugrunde gelegt werden; wir benutzen im folgenden Nr. 3 dieser Versuche als Beispiel.

Auswertung.

Der Ausfall unserer Versuche zeigt ebenso wie die in Übung 9 an Glasperlen erhaltenen Ergebnisse, daß die empirischen Zahlen nicht völlig mit den erwarteten übereinstimmen. Sind die Kreuzungsversuche besonders gut geglückt oder die Perlen-Versuche besonders sorgfältig ausgeführt worden, so kann die Annäherung der empirischen an die theoretischen Zahlen allerdings so stark und in die Augen springend sein, daß man „auf den ersten Blick" die Bestätigung der Theorie durch die Erfahrung erkennt. Nicht immer ist die Annäherung aber so deutlich, und es entsteht so die Frage: wie weit müssen die empirischen Zahlen sich den theoretischen nähern oder wie weit dürfen sie von ihnen entfernt sein, um doch immer noch als „hinreichend richtig" bezeichnet zu werden?

Alternative Variation. In der Erbkunde können statt vielgliederiger Variationsreihen häufig auch nur zwei sich einander ausschließende Versuchs- bzw. Beobachtungsergebnisse vorliegen, z. B. die Paare gesund oder krank, männlich oder weiblich, rotäugig oder weißäugig. Man kann auch künstlich mehrgliederige Reihen so zusammenfassen, daß sie nur zwei Gruppen bilden: z. B. über 160 cm groß oder unter 160 cm groß, dunkler als die Nr. 8 einer Farbenskala oder heller als diese usw. Man spricht in solchen Fällen von alternativer Variation, und jedes Ergebnis eines Mendelschen Kreuzungsversuchs läßt sich als alternative Variation auffassen.

Die Unterbringung der verschiedenartigen Merkmalsträger in zwei Variantenklassen ermöglicht es in einfachster Weise, qualitative Verschiedenheiten quantitativ zu erfassen. Die Verschiedenheit in der Augenfarbe unserer F_2-Tiere z. B. läßt sich nämlich so ausdrücken, daß man sagt: die eine Variantenklasse besitzt das Merkmal Rot, die andere besitzt es nicht; die Individuen der einen Klasse zeigen also dieses Merkmal einmal, die der anderen keinmal. Wir hätten auch umgekehrt sagen können: ein Teil der Individuen hat Weiß, der andere Teil kein Weiß. Auf jeden Fall erhält man eine zweigliederige Variationsreihe, die z. B. folgendermaßen aussieht:

Versuch Nr.	Klasse 0 (weiß)	Klasse 1 (rot)
3	51	144

Allgemein bezeichnet man bei alternativer Variation die Individuenzahl der Klasse 0 als p_0, die der Klasse 1 als p_1. Die Summe $p_0 + p_1$ ist natürlich $= n$.

Formeln der alternativen Variation. Wir können nun unsere Formeln, die wir für die Analyse von Variationsreihen kennengelernt haben, auch auf diesen Spezialfall einer Reihe mit nur zwei Variantenklassen anwenden. Die Ausdrücke Mittelwert, Streuung, mittlerer Fehler des Mittelwertes bekommen dabei einen etwas abgeänderten Sinn; Sinn und Bedeutung behalten sie indessen.

Mittelwert. Was bedeutet aber hier das Wort Mittelwert? Der Mittelwert ist = der Summe aller Varianten dividiert durch die Individuenzahl $\left(M = \frac{\Sigma V}{n}\right)$. Diese Summe ist bei alternativer Variation durch p_0 Individuen von der Größe 0 und p_1 Individuen von der Größe 1 gegeben; ΣV ist also $= p_0 \cdot 0 + p_1 \cdot 1 = p_1$. Also ist $M = \frac{\Sigma V}{n} = \frac{p_1}{n}$. In unserem obigen Beispiel hätten wir also zu rechnen: $M = \frac{144}{51 + 144} = 0{,}7385$. Wenn wir dies mit 100 multiplizieren, also 73,85 schreiben, so erkennen wir sofort, was wir vor uns haben: nämlich die Prozentangabe über die Häufigkeit der Klasse Rot in unserem Material. M ist demnach die nicht auf 100, sondern auf 1 bezogene Angabe über die Häufigkeit der Klasse Rot — und damit natürlich auch der Klasse Weiß —. Der Mittelwert M bezeichnet, bildlich ausgedrückt, die Stelle, an der die beiden Areale p_0 und p_1 aneinandergrenzen (Abb. 19).

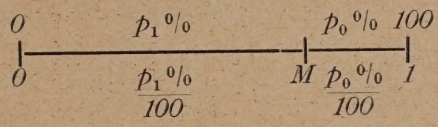


Abb. 19. Der Mittelwert bei alternativer Variation. (Nähere Erläuterung im Text.)

Formel der Streuung bei alternativer Variation. Um die Streuungsformel (S. 19)

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n} - b^2}$$

der Analyse der alternativen Variation dienstbar zu machen, formen wir sie zu einem sehr einfachen Ausdruck um. Wir gehen wieder von einem angenommenen Mittelwert A aus. Genau wie wir aus der vielgliedrigen Variationsreihe willkürlich eine Klasse als Ausgangsklasse wählten, so verfahren wir auch hier; zur Auswahl stehen allerdings nur zwei Klassen, 0 und 1. Wir wählen $A = 0$. Dann heißt das: Alle zur Klasse 1 gehörigen Individuen, also p_1, weichen von A um $a = 1$ ab; noch andere Abweichungen gibt es nicht. Das Quadrat der Abweichungen, a^2, ist mithin immer $= 1^2 = 1$, und dieses Abweichungsquadrat müssen wir p_1 mal nehmen, um $\Sigma p a^2$ zu erhalten. Es ist also $\Sigma p a^2 = p_1 \cdot 1 = p_1$ und $\frac{\Sigma p a^2}{n} = \frac{p_1}{n}$.

Welchen Wert hat nun b^2, das wir in der Streuungsformel zu subtrahieren haben? Der Betrag b ist (vgl. S. 11/12) die durchschnittliche Abweichung aller Varianten von A; $b = \frac{\Sigma p a}{n}$. Die Summe aller Abweichungen von A ist aber einfach $= p_1 \cdot 1 = p_1$. Wenn nun $\Sigma p a = p_1$ ist, dann ist $b = \frac{p_1}{n}$ und $b^2 = \frac{p_1^2}{n^2}$.

Wir setzen jetzt in die Streuungsformel statt $\frac{\Sigma p a^2}{n}$ den neuen Wert $\frac{p_1}{n}$ und statt b^2 ebenso $\frac{p_1^2}{n^2}$ ein. Wir erhalten dann:

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{p_1}{n} - \frac{p_1^2}{n^2}}$$

Wir bringen die beiden Ausdrücke unter der Wurzel auf den gleichen Nenner n^2, indem wir $\frac{p_1}{n}$ mit n erweitern. Dann heißt die Formel:

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{p_1 \cdot n}{n^2} - \frac{p_1^2}{n^2}} = \pm \sqrt{\frac{p_1 \cdot n - p_1^2}{n^2}}$$

Nun klammern wir über dem Bruchstrich p_1 aus und ziehen zugleich aus dem Nenner die Wurzel:

$$\sigma = \pm \frac{\sqrt{p_1 (n - p_1)}}{n}$$

Von den beiden unter der Wurzel stehenden Faktoren ist der zweite $(n - p_1)$; das ist aber $= p_0$, da p_0 übrigbleiben muß, wenn man von der Gesamtindividuenzahl n die p_1 Individuen der Klasse 1 abzieht. Wir können also schreiben:

$$\sigma = \pm \frac{\sqrt{p_0 \cdot p_1}}{n}$$

Wenn man der Einfachheit halber die Zahlen der alternativen Variationsreihe in Prozenten angibt, dann muß man auch σ als Prozentzahl angeben. Das geschieht sehr einfach durch Multiplikation des Bruches $\pm \frac{\sqrt{p_0 \cdot p_1}}{n}$ mit 100. Man erhält dann:

$$\sigma = \pm \frac{100}{n} \% \sqrt{p_0 \cdot p_1}$$

Die beiden Ausdrücke $\sigma = \pm \frac{1}{n} \sqrt{p_0 \cdot p_1}$ und $\sigma = \pm \frac{100}{n} \% \sqrt{p_0 \cdot p_1}$ besagen natürlich genau das gleiche. Setzen wir etwa $n = 50$, so erhalten wir einmal

$$\sigma = \pm \frac{1}{50} \sqrt{p_0 \cdot p_1},$$

das andere Mal

$$\sigma = \pm \frac{100}{50} \% \sqrt{p_0 \cdot p_1} = \pm 2 \% \sqrt{p_0 \cdot p_1};$$

$\frac{1}{50}$ und 2% ist aber dasselbe. Wir bringen nun in dem Ausdruck $\sigma = \pm \frac{100}{n} \% \sqrt{p_0 \cdot p_1}$ die Zahl $\frac{100}{n}$ unter die Wurzel, wobei wir sie natürlich zu $\frac{100}{n} \cdot \frac{100}{n}$ quadrieren müssen. Dann erhalten wir

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{100\,p_0}{n} \cdot \frac{100\,p_1}{n}}\,\%$$

oder, da $\frac{100}{n} \cdot p_0$ ja wieder nichts anderes ist als $p_0\,\%$, den kurzen Ausdruck

$$\sigma = \pm \sqrt{p_0\,\% \cdot p_1\,\%}.$$

Formel des mittleren Fehlers des Mittelwertes bei alternativer Variation. Aus der letztgenannten Formel können wir leicht die Formel für den mittleren Fehler des Mittelwertes bei alternativer Variation ableiten, indem wir in den Ausdruck $m = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ den soeben für σ ermittelten Wert einsetzen. Wir erhalten dann

$$m = \pm \frac{\sqrt{p_0\,\% \cdot p_1\,\%}}{\sqrt{n}} \text{ oder}$$

$$m = \pm \sqrt{\frac{p_0\,\% \cdot p_1\,\%}{n}}$$

Diese sehr elegante Formel gilt wiederum für den in Prozenten angegebenen Mittelwert und sagt über die Schwankungsbreite dieses Wertes aus (vgl. S. 24 und 26).

Nun ist aber der in Prozenten angegebene Mittelwert nichts anderes als die in Prozenten angegebene Individuenzahl der einen Variantenklasse, $p_1\,\%$ (vgl. S. 45). Somit sagt m über die Schwankungsbreite von $p_1\,\%$ aus; es sagt aus, innerhalb welcher Grenzen der ideale Wert von $p_1\,\%$ liegt; m ist somit ein direktes Zuverlässigkeitsmaß für den Wert $p_1\,\%$. Die gleiche Schwankungsbreite, die für $p_1\,\%$ gilt, muß aber auch für $p_0\,\%$ gelten. Denn da $p_0\,\% + p_1\,\%$ stets $= 100$ sein müssen, so muß $p_0\,\%$ immer genau um denjenigen Betrag größer werden, um den $p_1\,\%$ kleiner wird, und umgekehrt; die beiden Werte schwanken somit innerhalb genau der gleichen Grenzen. Somit ist m auch der mittlere Fehler von $p_0\,\%$, und wir dürfen sagen: Bei alternativer Variation gibt der dreifache Betrag von $m = \sqrt{\frac{p_0\,\% \cdot p_1\,\%}{n}}$ die Grenzen an, innerhalb deren die beiden Zahlenwerte $p_0\,\%$ und $p_1\,\%$ schwanken; m ist hier der mittlere Fehler der gegebenen Zahlenwerte.

Beispiel. Wenn wir also für unsere *Drosophila*-Zahlen (S. 43) den mittleren Fehler

$$m = \pm \sqrt{\frac{26{,}15 \cdot 73{,}85}{195}} = \pm 3{,}15$$

errechnet haben, so bedeutet das, daß

die Zahl 26,15 innerhalb der Grenzen $26{,}15 \pm 3 \cdot 3{,}15$,

d. h. innerhalb 16,70 und 35,60 schwankt

Ausgangswerte → ↓	I. *die empirischen Zahlen*	II. *die theoretischen Zahlen*
1. *die absoluten Beträge der Ausgangszahlen*	$p_0 + p_1 = n$ $m = \pm \sqrt{\frac{p_0 \cdot p_1}{n}}$ Prüfung, ob q_0 innerhalb $p_0 \pm 3m$ q_1 „ $p_1 \pm 3m$	$q_0 + q_1 = n$ $m = \pm \sqrt{\frac{q_0 \cdot q_1}{n}}$ Prüfung, ob p_0 innerhalb $q_0 \pm 3m$ p_1 „ $q_1 \pm 3m$
	Beispiel: $p_0 = 144$, $p_1 = 51$ $\Big\}$ $n = 195$ Es liegt 146,25 innerhalb $144 + {}^1/_2 m$; $m = 6{,}14$	*Beispiel*[1]*:* $q_0 = 146{,}25$, $q_1 = 48{,}75$ $\Big\}$ $n = 195$ Es liegt 144 innerhalb $146{,}25 + {}^1/_2 m$; $m = 6{,}05$
2. *die Prozentzahlen*[3])	$p_0\,\% + p_1\,\% = 100$ $m = \pm \sqrt{\frac{p_0\,\% \cdot p_1\,\%}{n}}$ Prüfung, ob $q_0\,\%$ innerhalb $p_0\,\% \pm 3m$ $q_1\,\%$ „ $p_1\,\% \pm 3m$	$q_0\,\% + q_1\,\% = 100$ $m = \pm \sqrt{\frac{q_0\,\% \cdot q_1\,\%}{n}}$ Prüfung, ob $p_0\,\%$ innerhalb $q_0\,\% \pm 3m$ $p_1\,\%$ „ $q_1\,\% \pm 3m$
	Beispiel: $p_0\,\% = 73{,}85$ $p_1\,\% = 26{,}15$ $n = 195$ Es liegt 75 innerhalb $73{,}85 + {}^1/_2 m$; $m = 3{,}15$	*Beispiel:* $q_0\,\% = 75$ $q_1\,\% = 25$ $n = 195$ Es liegt 73,85 innerhalb $75 + {}^1/_2 m$; $m = 3{,}10$

3. *die Spaltzahlen*	$k_1 + k_2 = K$ $m = \pm \sqrt{\frac{k_1 \cdot k_2}{n}}$ Prüfung, ob K_1 innerhalb $k_1 \pm 3\ m$ K_2 „ $k_2 \pm 3\ m$	$K_1 + K_2 = K$ $m = \pm \sqrt{\frac{K_1 \cdot K_2}{n}}$ Prüfung, ob k_1 innerhalb $K_1 \pm 3\ m$ k_2 „ $K_2 \pm 3\ m$
	Beispiel[2]): $k_1 = 2{,}95$, $k_2 = 1{,}05$ } $K = 4$ $n = 195$ Es liegt 3 innerhalb $2{,}95 + {}^1/_2\ m$; $m = 0{,}13$	*Beispiel:* $K_1 = 3$, $K_2 = 1$ } $K = 4$ $n = 195$ Es liegt 2,95 innerhalb $3 + {}^1/_2\ m$; $m = 0{,}12$

[1]) Die Berechnung von q_0 und q_1 erfolgt, indem man die Individuensumme n durch die Summe K aller zu erwartenden Spaltzahlen (z. B. $K = 4$, 16, 32 usw.) dividiert und den Quotienten mit den einzelnen Spaltzahlen K_1, K_2 usw. (z. B. 3, 1; 9, 3, 3, 1; usw.) multipliziert. *Beispiel:* $q_0 = \frac{195}{4} \cdot 3 = 48{,}75 \cdot 3 = 146{,}25$.

$$q_1 = \frac{195}{4} \cdot 1 = 48{,}75.$$

Den Bruch $\frac{n}{K}$ nennen wir den Modulus (H. Poll) (vgl. S. 53).

[2]) Die Berechnung von k_1 und k_2 erfolgt, indem man jede Zahl p_0 und p_1 mit der Spaltzahlensumme K multipliziert und durch n dividiert. *Beispiel:* $k_1 = \frac{144 \cdot 4}{195} = 2{,}95$

$$k_2 = \frac{51 \cdot 4}{195} = 1{,}05.$$

[3]) Hat man für eine größere Anzahl von Prozentzahlen die mittleren Fehler zu berechnen, so kann man sich der unserem Buche beigegebenen Fluchtlinientafel bedienen (s. S. 86).

und die Zahl 73,85 innerhalb der Grenzen $73{,}85 \pm 9{,}45$,
d. h. innerhalb 64,40 und 83,30.
Wir erwarteten nun, daß die Klasse 0 den Zahlenwert 25% besitze. Vergleichen wir diese theoretisch erwartete Zahl mit der tatsächlich erhaltenen Zahl $26{,}15 \pm 3{,}15$, so erkennen wir, daß die Zahl 25% innerhalb der Schwankungsgrenze $26{,}15 - {}^1/_2\,m$, nämlich innerhalb 26,15 und $(26{,}15 - 1{,}58)$ liegt; d. h. der empirische Zahlenwert kann als eine sehr gute Annäherung an die theoretische Erwartung, als eine Bestätigung der Voraussage angesehen werden. Dieselbe Genauigkeit besitzt selbstverständlich auch der Wert 73,85 der Klasse 1.

Tabellarische Übersicht. Nach dem bisher Gesagten wird es keine weiteren Schwierigkeiten machen, die Übersicht S. 48/49 zu verstehen, die alle Möglichkeiten einer Prüfung von Mendelzahlen mittels *m* zusammenstellt. Sie zeigt, wie man diese Prüfung 1. für die Ausgangszahlen selber, 2. für die Prozentangaben dieser Zahlen, 3. für die in die Mendel-Proportionen, z. B. 3:1, umgerechneten Zahlen durchführen und wie man dabei I. von den empirischen Zahlen ausgehen kann, um nachzusehen, ob die theoretischen Zahlen innerhalb von deren Schwankungsbreite liegen, oder II. von den theoretischen Zahlen, um dann zu sehen, ob in deren Schwankungsspielraum die empirischen Zahlen hineinfallen. Es genügt natürlich, wenn die Zahlenprüfung auf einem der angegebenen sechs Wege durchgeführt wird. Die Grundformel für *m* ist dabei immer wieder genau die gleiche; sie bezieht sich nur jeweils auf andere Ausgangswerte.

Wir benutzen in der Tabelle unser bisheriges Beispiel.

Übung 11.

Analyse von Kreuzungsfällen. Fall 1.

Material und Aufgabe.

Bei der Kreuzung einer Pflanze mit blaßgelben bilateral-symmetrischen (zygomorphen) Blüten mit einer strahligen (aktinomorphen), rot blühenden Pflanze blühte die erste Generation (F_1) einheitlich zygomorph und blaßrot. Bei Selbstbefruchtung dieses Mischlings ergaben sich 702 Pflanzen (F_2), die in folgender Weise auf verschiedene Farb- und Blütenformgruppen verteilt waren:

117	rot, zygomorph,
45	rot, aktinomorph,
282	blaßrot, zygomorph,
84	blaßrot, aktinomorph,
135	blaßgelb, zygomorph,
39	blaßgelb, aktinomorph
702	

Der Erbgang von Blütenform und -farbe ist zu ermitteln und in einer Erbformel darzustellen. Die Zahlenverhältnisse sind mittels des mittleren Fehlers *m* zu prüfen.

Gang der Analyse.

Diese und die folgenden Übungen sollen der Einarbeitung in die Methodik der Analyse von Kreuzungsergebnissen dienen. Für den Gang solcher Analyse lassen sich nur allgemeine Hinweise geben, keine festen Vorschriften, da sie teilweise einfach eine Sache des Probierens ist. Wir gehen hier zunächst den folgenden Weg:

Methode A.

I. Prüfung der F_1-Generation. Wir prüfen zuerst die F_1-Generation, um über Unterscheidbarkeit und Ununterscheidbarkeit von rein- und mischerbigen Individuen, also über evtl. Dominanz von Merkmalen, Aufschluß zu bekommen. Die F_1-Bastarde sind blaßrot und zygomorph.

1. Aus der Kreuzung blaßgelb × rot ist blaßrot entstanden; die F_1-Generation zeigt also inbezug auf die Blütenfarbe ein intermediäres Verhalten. Schreiben wir R für den Erbfaktor Rot, r für seinen Partner — wir sahen (S. 37), daß man die beiden Merkmale eines Merkmalspaares mit dem gleichen Buchstaben bezeichnet, nur einmal mit einem großen, das andere Mal mit einem kleinen —, so wäre die Erbstruktur der blaßroten F_1-Pflanze Rr. Damit ist zugleich die Erbkonstitution der beiden Elternpflanzen festgelegt: sie sind RR und rr zu schreiben.

2. Aus der Kreuzung zygomorph × aktinomorph sind lauter zygomorphe Nachkommen in F_1 entstanden. Ein Blick auf die F_2-Generation lehrt aber, daß in den F_1-Pflanzen die Anlage zur strahligen Blütenform verborgen steckt. Zygomorphie ist dominant gegenüber der Aktinomorphie. Wenn wir erstere als Z, letztere als z schreiben, so besitzt die F_1-Generation die Formel Zz. Die elterliche radiäre Blüte ist als zz zu schreiben; die elterliche aktinomorphe könnte an sich sowohl ZZ wie Zz sein, sie muß aber ZZ sein, da, wenn sie Zz wäre, die F_1-Nachkommenschaft nicht einheitlich zygomorph sein könnte, sondern als Nachkommenschaft der Kreuzung $Zz \times zz$ zur Hälfte zygomorphe, zur Hälfte aktinomorphe Individuen umfassen müßte, was nicht der Fall ist.

3. Ob die beiden Schlüsse über die Struktur von F_1 richtig sind, muß die Prüfung von F_2 ergeben.

II. Prüfung der F_2-Generation. Man kann in doppelter Weise weiterarbeiten, entweder 1. indem man jedes Merkmalspaar gesondert bei F_2 verfolgt, oder 2. indem man, von der Erbstruktur-Formel der F_1-Pflanzen ausgehend, die Zahlenverhältnisse der Merkmalskombinationen in F_2 berechnet und mit den empirischen Zahlen vergleicht.

1. *Jedes Merkmalspaar wird gesondert geprüft.* Inbezug auf die Blütenfarbe ist F_1 von der Struktur Rr. Bei Selbstbefruchtung gibt es also folgende Faktorenkombinationen:

$$1\ RR + 2\ Rr + 1\ rr$$
$$1 \text{ rot} + 2 \text{ blaßrot} + 1 \text{ gelb}.$$

In der F_2-Generation kommen in der Tat sowohl rote wie blaßrote und gelbe Pflanzen vor, und der Vergleich der dabei gefundenen Zahlen

162 rot + 366 blaßrot + 174 gelb = 702
mit den theoretischen 175,5 „ + 351,0 „ + 175,5 „ = 702
erscheint als einigermaßen genügende Übereinstimmung. Ob diese Übereinstimmung aber fehlertheoretisch als genügend sicher bezeichnet werden kann, muß erst mittels m untersucht werden.

In bezug auf die Blütenform besitzt F_1 die Struktur Zz. Für F_2 ist die Erwartung:

$$\underbrace{1\ ZZ + 2\ Zz}_{\text{3 zygomorph}} + 1\ zz$$

3 zygomorph + 1 aktinomorph.

Wir finden 534 zygomorphe + 168 aktinomorphe unter 702 Blüten, während 526,5 zygomorphe + 175 aktinomorphe unter 702 Blüten die theoretischen Zahlen sind. Prüfung mittels m muß zeigen, ob diese Zahlen hinreichend miteinander übereinstimmen.

2. *Die Merkmalskombinationen in F_2 werden auf ihre Zahlenverhältnisse geprüft.* Statt jedes Merkmal einzeln in F_2 zu untersuchen, bestimmen wir, welche Blütenfarbe- und -form-Kombinationen in F_2 auftreten müssen und in welchen Zahlenverhältnissen, wenn die Strukturformel von F_1 $RrZz$ heißen soll. Es gibt in diesem Falle 16 verschiedene Befruchtungsmöglichkeiten, die man an Hand des folgenden Schemas sich klarmacht, das jeder Anfänger selbst entwerfen muß.

F_1-Pflanze
$Zz\,Rr$
bildet

männliche Keimzellen: ZR Zr zR zr — weibliche Keimzellen: ZR Zr zR zr

$4 \times 4 = 16$ Befruchtungsmöglichkeiten:

	ZR	Zr	zR	zr
ZR	ZR ZR rot zygom.	Zr ZR blaßrot zygom.	zR ZR rot zygom.	zr ZR blaßrot zygom.
Zr	ZR Zr blaßrot zygom.	Zr Zr gelb zygom.	zR Zr blaßrot zygom.	zr Zr gelb zygom.
zR	ZR zR rot zygom.	Zr zR blaßrot zygom.	zR zR rot aktinom.	zr zR blaßrot aktinom.
zr	ZR zr blaßrot zygom.	Zr zr gelb zygom.	zR zr blaßrot aktinom.	zr zr gelb aktinom.

Die Auszählung der verschiedenen Merkmalskombinationen, die in F_2 zu erwarten sind, ergibt

unter 16 Pflanzen:
- 3 rot zygomorph,
- 1 „ aktinomorph,
- 6 blaßrot zygomorph,
- 2 „ aktinomorph,
- 3 gelb zygomorph,
- 1 „ aktinomorph.

Das tatsächliche Vorhandensein dieser sechs Kombinationstypen in den vorgeschriebenen Zahlenverhältnissen müssen wir für unsere 702 F_2-Pflanzen nachweisen, um unsere Strukturformel für F_1 als richtig bezeichnen zu können.

Wir rechnen — nach der S. 49 unter Anmerkung 1 angegebenen Methode — die theoretischen Zahlen für $n = 702$ um. Wenn auf 16 Individuen 3 rote zygomorphe Pflanzen kommen sollen, dann müssen auf 702 Individuen $3 \cdot \frac{702}{16}$ rote zygomorphe Pflanzen kommen und entsprechend dann $1 \cdot \frac{702}{16}$ rote aktinomorphe, $6 \cdot \frac{702}{16}$ blaßrote zygomorphe usw. Wir haben also den Modulus $\frac{702}{16} = 43{,}875$ mit den einzelnen Spaltzahlen zu multiplizieren, um die theoretischen Zahlen für unsere 702 Pflanzen zu erhalten, und können dann diese theoretischen Werte direkt mit den absoluten Werten der F_2-Zahlen vergleichen, wie es die folgende Tabelle tut.

Modulus	Theoret. Zahlen	Empirische Zahlen	
43,875 · 3 =	131,6	117	rot zygomorph
· 1 =	43,9	45	„ aktinomorph
· 6 =	263,2	282	blaßrot zygomorph
· 2 =	87,8	84	„ aktinomorph
· 3 =	131,6	135	gelb zygomorph
· 1 =	43,9	39	„ aktinomorph
	702	702	

Der Vergleich der beiden nebeneinanderstehenden Zahlenreihen läßt in Zeile 2, 4, 5 und 6 „ohne weiteres" die gute Annäherung der empirischen Zahlen an die theoretischen Werte erkennen; aber in Zeile 1 und 3 ist die Abweichung stärker.

III. Prüfung der Spaltzahlen mittels m. Gleichgültig, ob wir bei der Prüfung der F_1-Formel an F_2 den Weg 1 oder 2 gegangen sind, auf jeden Fall müssen die den Schlüssen zugrundeliegenden Zahlen mittels *m* geprüft werden. Wenn wir dies z. B. für die in der eben aufgestellten Tabelle gegebenen Zahlen tun wollen, so haben wir — indem wir von den verschiedenen Prüfungswegen der Tabelle S. 48/49 etwa den Weg I 1 wählen — die Individuenzahl jeder der sechs Gruppen nacheinander dem jeweiligen *Rest* der F_2-Individuenzahl gegenüberzustellen, z. B.

p_0 p_1
117 und (702 — 117)
45 und (702 — 45)
usw.

und dann von diesen jeweiligen Werten von p_0 und p_1 ausgehend den mittleren Fehler $m = \pm \sqrt{\frac{p_0 \cdot p_1}{n}}$ zu berechnen. Wir haben also zu prüfen:

Liegt 131,6 innerhalb der Schwankungsbreite $117 \pm 3\sqrt{\frac{117\,(702-117)}{702}}$?

„ 43,9 „ „ „ $45 \pm 3\sqrt{\frac{45\,(702-45)}{702}}$?

usw.

Die Bejahung aller sechs Fragen bedeutet, daß die Übereinstimmung der gefundenen mit den erwarteten Zahlen keine unberechtigte Schlußolgerung ist. Der Schluß ist, je nachdem, ob der Wert innerhalb $\pm 3\,m$ oder $\pm 2\,m$ oder innerhalb $\pm 1\,m$ oder gar $\pm \frac{1}{2}\,m$ liegt, von geringerem oder höherem Sicherheitsgrad.

Man muß sich aber vor dem Irrtum hüten, als sei mit dem Nachweis der zahlenmäßigen Zulässigkeit eines Schlusses dieser bewiesen. Das ist oft der Fall, aber nicht immer. Der positive Ausfall einer Zahlenprüfung besagt nur, daß vom fehlertheoretischen Standpunkt aus gegen die Richtigkeit des Schlusses nichts einzuwenden ist; über die Richtigkeit der Sache besagt er an sich nichts. Über die Zahlen urteilt der Mathematiker, über die Sache der Biologe. Und umgekehrt darf ein aus biologischen Folgerungen sich aufdrängender Schluß nicht ohne weiteres als falsch abgelehnt werden, weil die Zahlen mit der theoretischen Erwartung nicht übereinstimmen; nur wird man danach streben müssen, durch weitere Arbeit seinen Schluß auch zahlenmäßig sicherzustellen, und darf ihn inzwischen nicht als bewiesen ansehen.

Zusammenfassung. Der Gang der von uns durchgeführten Analyse war, um ihn nochmals kurz zu wiederholen, der folgende:

1. Prüfung der F_1-Generation auf Dominanz usw. der in Frage stehenden Erbanlagen;
2. Prüfung der F_2-Generation auf die Spaltzahlen, entweder
   a) Merkmal für Merkmal oder
   b) für sämtliche Merkmale zugleich;
3. Prüfung der Zulässigkeit unserer Deutung der Zahlen mittels m.

Methode B.

Wir hätten aber auch einen beinahe umgekehrten Weg gehen können. Dieser zweite Weg der Analyse wäre von den für F_2 gefundenen Zahlen ausgegangen. Für die F_1-Generation hätten wir uns mit der Feststellung begnügt, daß sie von einheitlicher Gestaltung (alle Pflanzen zygomorph und blaßrot) ist; dann hätten wir uns sofort der F_2-Generation zugewandt und uns gefragt:

1. Treten in F_2 drei oder weniger Gruppen äußerlich gleichgestalteter Individuen (nur drei oder weniger Phaenotypen) auf? Das könnte Mono-, Di-, Trihybridität, kurz, jeden Spaltungstypus bedeuten; welchen, wäre zu analysieren. Die Frage ist in unserem Beispiel aber zu verneinen; in F_2 treten mehr als drei Phaenotypen auf. Dann kann es sich nicht mehr um Monohybridität handeln, sondern es muß zum mindesten Dihybridität vorliegen.

2. Um zu prüfen, ob dieser oder ein noch höherer Spaltungsgrad für unser Material gilt, vergleichen wir die F_2-Ergebnisse mit den theoretischen Grundzahlen und prüfen, ob die Grundzahlen oder bestimmte Kombinationen derselben den empirischen Zahlen genügend angenähert erscheinen.

Am leichtesten ist dieser Vergleich bei Benutzung des Modulus durchzuführen. Der Modulus (vgl. Tab. S. 49 Anmerkung 1) ist $= \frac{n}{K}$, z. B. $= \frac{n}{4}$, $= \frac{n}{16}$ im Dihybriditäts-Falle usw.; bei Benutzung der Prozentzahlen ist er $= \frac{100}{K}$. Der Vergleich besteht in der Prüfung, ob die empirischen Spaltzahlen Vielfache des Modulus $\frac{n}{K}$ bzw. ob die in Prozenten ausgedrückten Spaltzahlen Vielfache des Modulus $\frac{100}{K}$ sind.

In unserem *Beispiel* ist der Modulus $= \frac{n}{K} = \frac{702}{16} = 43{,}875$. Wir erkennen bei der Division

117 rot zygomorph: 43,875 =
45 „ aktinomorph: 43,875 =
usw.,

daß wir es mit dem Fall 3 : 6 : 3 : 1 : 2 : 1 zu tun haben.

3. Der Vergleich dieser Zahlen mit dem Schachbrettschema (siehe die folgenden Schemata, Dihybridität, Fall II) zeigt beim Lesen des Schemas von links nach rechts, daß sich das eine Faktorenpaar $\begin{matrix}3:6:3\\1:2:1\end{matrix}$ nach dem Typus einer monohybriden Aufspaltung 1 : 2 : 1 mit intermediärem F_1 verhält (rot-blaßrot-gelb), während das zweite Faktorenpaar, über das wir beim Lesen von oben nach unten Aufschluß erhalten, nämlich $\begin{matrix}3,&6,&3\\1,&2,&1\end{matrix}$ nach dem Typus 3 : 1 mit einem das dominante Merkmal aufweisenden F_1 spaltet (zygomorph-aktinomorph). Wir schließen also aus den Zahlenverhältnissen **rückwärts** auf die Zahl der Faktorenpaare und auf ihre Dominanz- usw. -Verhältnisse und können in unserem Beispiel

4. daraufhin die F_1-Formel *Rr Zz* aufstellen und von dieser aus die Formeln für die *P*-Generation.

5. Die Prüfung mittels *m* schließt auch diesmal wieder die Zahlenuntersuchungen ab.

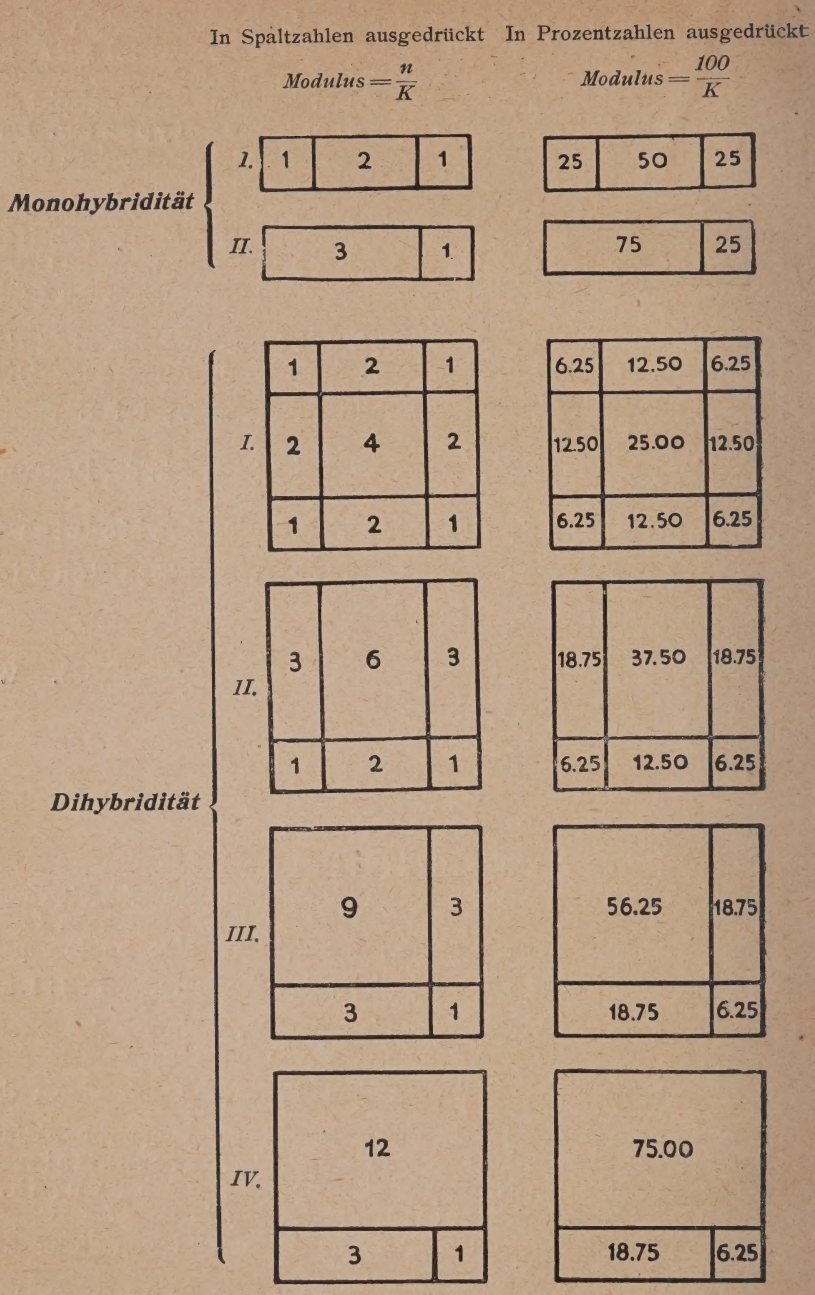


Abb. 20. Graphische Schemata der Spaltzahlen für Monohybridität und für einige Fälle von Dihybridität.

Zusammenfassung. Die Analyse *B* geht also folgenden Weg:

1. Prüfung der F_2-Spaltzahlen auf den Spalttypus, der bei mehr als drei Phaenotypen in F_2 mindestens ein Dihybridismus ist.
2. Prüfung von F_1 und *P*.
3. Zahlenprüfung mittels *m*.

Übung 12.

Analyse von Kreuzungsfällen. Fall 2.

Material und Aufgabe.

Bei Kreuzungen von Mäusen erhielt Miß Durham in drei Versuchsreihen die folgenden Ergebnisse:

I. *P*: Einfarbige × Schecken
F_1: Einfarbige
F_2: 330 Einfarbige : 124 Schecken.

II. *P*: Schecken × Albinos
F_1: Einfarbige
F_2: 259 Einfarbige : 125 Albinos : 90 Schecken.

III. *P*: Albinos × Einfarbige
F_1: Einfarbige
F_2: 163 Einfarbige : 69 Albinos : 53 Schecken.

Für diese drei Versuchsreihen sind die Erbformeln zu ermitteln. Die Ergebnisse sind rechnerisch zu prüfen.

Analyse.

Kreuzung I läßt den Erbgang sofort überschauen. Die Zahlenprüfung ergibt die Zulässigkeit unseres Schlusses auf das Vorliegen einer Aufspaltung 3 : 1.

Kreuzung II bearbeiten wir mittels der Methode B (vgl. S. 54).

1. Analyse der Spaltzahlen in F_2. Die Zahlen 125 : 259 : 90 sehen für den flüchtigen Blick der Proportion 1 : 2 : 1 = 113,5 : 237 : 113,5 angenähert aus — fehlertheoretisch liegen sie noch in den zulässigen Abweichungsgrenzen —, und wenn der Schecke die Formel *AA*, der Albino *aa* besäße, so ließe sich von den F_1-Mäusen *Aa* aus die Aufspaltung in 1 : 2 : 1 ohne weiteres deuten. Diese Deutung bringt uns aber in Widerspruch zu der Darstellung des Falles I; eine von beiden muß also falsch sein. Am nächsten liegt der Gedanke, die Zahlen 259 : 125 : 90 stellten etwas anderes als eine monohybride Aufspaltung dar. Die nächste Möglichkeit ist dann die eines Dihybridismus. Prüfen wir die Zahlen mittels des Modulus (vgl. Tab. S. 49 u. S. 55), so ergibt sich eine Annäherung an die Zahlen 9 : 4 : 3.

Diese Proportion kommt, wie eine Durchsicht des 16 felderigen Schachbrettschemas zeigt (vgl. Schema III S. 56 und das Schema S. 52), so zustande, daß dasjenige der 16 Glieder, das für beide Merkmalspaare nur die rezessiven Faktoren besitzt, also *aabb* ist, in seiner äußeren Gestaltung (Phaenotypus) mit den drei Gliedern, die nur das eine dominante Gen, z. B. *A*, besitzen, übereinstimmt und

somit aus 9 : 3 : 3 : 1 die Proportion 9 : 3 : 4 wird. Im vorliegenden Falle besäßen also die 4 (unter 16) Albinos entweder (als *aabb*) keines der beiden dominanten Gene oder (in 3 weiteren Fällen) nur das eine (*A*). Die Schecken führten (in den 3 Fällen ihres Auftretens) nur das andere dominante Gen (*B*); die Einfarbigen schließlich hätten beide (*A* und *B*) zusammen.

Die 4 Albinos sind also — gegenüber den 3 Schecken + 9 Einfarbigen = 12 Nichtalbinos — in unserer Formelsprache durch den Nichtbesitz von *B* charakterisiert, phaenotypisch durch das Fehlen der Haarfarbe. *B* wäre demnach der Faktor für Pigmentbildung. Ferner unterscheiden sich die 3 Schecken von den 9 Einfarbigen in der Formel durch den Nichtbesitz von *A*, phaenotypisch durch die nicht gleichmäßige Verteilung der Haarfarbe über den Körper. *A* wäre also der Faktor für gleichmäßige Pigmentverteilung. Beide Faktoren sind dominant (bei 9 : 3 : 4 nicht anders möglich).

9 Mäuse unter 16 hätten sowohl den Faktor für Pigmentbildung wie auch den für seine gleichmäßige Verteilung, jeden wenigstens einmal; diese 9 Mäuse sind einfarbig. Ferner hätten 3 Tiere zwar den Pigmentierungsfaktor, dagegen nicht den für die gleichförmige Farbverteilung: das sind die 3 Schecken. Die übrigen 4 Tiere besitzen keine Möglichkeit, Pigment zu bilden. Sie sind Albinos, auch in den drei Fällen, wo sie den Faktor für gleichmäßige Farbverteilung besitzen; denn das Pigment kann nicht irgendwie verteilt werden, weil es ja gar nicht vorhanden ist.

Es ist zweckmäßig, sich klarzumachen, daß jedes der Merkmalspaare, getrennt betrachtet, in F_2 nach dem Typus 3 : 1 Aufspaltung zeigt. Wir finden nämlich a) 12 Farbige : 4 Albinos unter 16 Tieren, b) 9 Einfarbige : 3 Schecken unter den 12 farbigen Tieren.

2. Prüfung der F_1-Generation. Alle Tiere sind einfarbig, was sie als *AaBb* ja auch sein müssen.

3. Formeln der P-Generation. Von den Elterntieren muß der Schecke *B* besitzen, sonst wäre er ein Albino; er darf aber *A* nicht besitzen, sonst wäre er einfarbig. Er muß also, Reinerbigkeit vorausgesetzt, *aaBB* sein. Der albinotische Elter darf *B* nicht besitzen, sonst wäre er gefärbt; dagegen ist der Besitz oder Nichtbesitz von *A* für seine phaenotypische Gestaltung gleichgültig. Da nun aber die F_1-Maus *A* besitzt, dieses *A* jedoch von der scheckigen elterlichen Maus nicht erhalten haben kann, so muß die albinotische *P*-Maus, wieder Reinerbigkeit vorausgesetzt, *AAbb* sein. Aus der Kreuzung *aaBB* × *AAbb* entständen in der Tat als F_1 lauter einfarbige *AaBb*-Mäuse.

Nur die Voraussetzung der Reinerbigkeit der *P*-Tiere bleibt noch zu untersuchen. Sie ist wiederum nur durch schrittweise Ausschaltung der anderen Möglichkeiten zu beweisen. Wären etwa die *P*-Schecken oder auch nur ein Teil von ihnen *aaBb*, so müßten bei deren Kreuzung mit *AAbb* neben einfarbigen Mäusen auch Albinos in F_1 auftreten; wären anderseits die Schecken homozygot, aber die *P*-Albinos *Aabb*, so müßten in F_1 außer den einfarbigen Tieren auch Schecken vorkommen; usw. Es sind aber in F_1 nur Einfarbige vorhanden: also sind die *P*-Tiere homozygot.

4. Die Prüfung der F_2-Zahlen muß den Abschluß des Ganzen bilden, wenn man sie nicht schon gleich bei Auffindung der Proportion 9 : 3 : 4 zu deren Sicherstellung vorgenommen hat.

Kreuzung III. Die Analyse führe der Leser durch.

Die *P*-Tiere erweisen sich diesmal als *aabb* und *AABB*. Die F_1- und F_2-Generation zeigen genau die gleichen Verhältnisse wie beim Kreuzungsfall II. Die Übereinstimmung zwischen empirischen und theoretischen Zahlen ist hier besonders eindrucksvoll.

Vergleich der Analyse von I mit der von II und III. Auf Grund der Analysen II bzw. III können wir den Faktor *B* jetzt auch in die Formeln des Falles I aufnehmen, also die *P*-Tiere *AABB* und *aaBB*, die F_1-Tiere *AaBB* schreiben. Die Analyse des Falles I allein führte nur zu den Formeln *AA*, *aa* usw. Im Kreuzungsversuch analysiert man eben nicht die Vererbung von Merkmalen, sondern die von Paaren *unterschiedlicher* Merkmale.

Übung 13.

Analyse von Kreuzungsfällen. Fall 3 und 4.

Material und Aufgaben.

Die folgenden zwei Kreuzungsanalysen sind durchzuführen:

I. Von zwei Seidenspinnerrassen ausgehend, einer japanischen mit weißen und einer siamesischen mit gestreiften Raupen, hatte die Kreuzung japanisches Weibchen × siamesisches Männchen in zwei unter sieben Fällen das Ergebnis, daß lauter gestreifte Raupen entstanden; das gleiche Resultat ergab die Kreuzung siamesisches Weibchen × japanisches Männchen in zwei unter drei Fällen. Jeweils von dem ersten dieser Fälle aus wurde die Weiterzucht durchgeführt. Im ersten Falle ergaben 9 F_1-Pärchen in F_2 insgesamt 1463 gestreifte, 363 gewöhnliche weiße und 126 blasse Raupen, im zweiten Falle 5 F_1-Pärchen in F_2 zusammen 903 gestreifte, 234 weiße und 76 blasse Raupen. In den 14 Einzelkreuzungen traten stets alle drei Sorten von Raupen auf.

II. Zwei Varietäten — hell und dunkel — einer Schmetterlingsart werden miteinander in folgenden vier Versuchsreihen gekreuzt:

Versuch 1. *P*: hell ♀♀ × dunkel ♂♂
|
F_1: 45 dunkel ♂♂, 50 dunkel ♀♀
|
F_2: 14 dunkel ♂♂, 4 dunkel ♀♀, 7 hell ♀♀

Versuch 2. hell ♀♀ × dunkel ♂♂ aus F_1 von Versuch 1
|
63 dunkel ♂♂, 62 dunkel ♀♀, 65 hell ♂♂, 70 hell ♀♀

Versuch 3. dunkel ♀♀ aus F_1 von Versuch 1 × hell ♂♂ aus Versuch 2
|
145 dunkel ♂♂, 130 hell ♀♀

Versuch 4. hell ♀♀ × hell ♂♂ aus Versuch 2
|
131 hell ♂♂, 138 hell ♀♀.

Analyse des Falles I.

1. Wir erkennen leicht, daß ein Monohybridismus nicht vorliegt. Zur Prüfung der Frage, ob wir Dihybridenzahlen vor uns haben, errechnen wir durch die Division $\frac{n}{K} = \frac{1952}{16}$ den Modulus 122 für den ersten Kreuzungsfall und prüfen, ob unsere F_2-Zahlen Vielfache dieses Modulus sind. Dabei ergibt sich die außerordentliche Übereinstimmung:

tatsächliche Zahlen	theoretische Zahlen	auf 16 bezogen
1463	1464	12
363	366	3
126	122	1

Auch ohne jede Zahlenprüfung mittels *m* liegt das Verhältnis 12 : 3 : 1 klar zutage.

2. Dieses Verhältnis kann aus 9 : 3 : 3 : 1 nur so entstehen (vgl. Schema IV S. 56), daß die 9 Individuen mit den beiden dominanten Genen *S* und *W* (in mindestens je einmaligem Vorhandensein) und die 3 Individuen mit nur dem einen dominanten Gen *S* (in einfachem oder doppeltem Vorhandensein) phaenotypisch ununterscheidbar sind: das sind die Gestreiften. Die 3 weißen Individuen besitzen sämtlich nur das andere der beiden dominanten Gene, sind also entweder mit *WW* oder mit *Ww* ausgestattet; aber sie sind stets *ss*. Fehlt sowohl *S* wie *W* vollständig, so erhalten wir, 1 mal unter 16 Individuen, die blassen *ss ww*-Raupen.

3. Das Gen *W* vermag, wie die gestreiften Raupen zeigen, bei gleichzeitigem Vorhandensein von *S* keine Wirkung auszuüben; das dominante *S* verhindert das zu einem anderen Faktorenpaar gehörige, ebenfalls dominante *W* an seiner phaenotypischen Manifestation, selbst wenn *S* nur einmal, *W* aber zweimal im Erbgut vorhanden ist. Man sagt: *S* ist epistatisch über *W*, das hypostatische Gen.

4. Prüfen wir nun die F_1- und *P*-Generation, so ist die F_1-Formel *Ss Ww* in Übereinstimmung mit dem Phänotypus »gestreift« dieser Raupen. Dem weißlarvigen *P*-Elter muß *S* fehlen; er muß also *ss WW* sein, wenn er homozygot ist. Der andere *P*-Elter ist bei Homozygotie *SS ww*. Homozygot anderseits müssen beide Eltern sein, wenn in F_1 gestreifte Tiere entstehen sollen, die in F_2 sämtlich, wie unsere 14 Fälle zeigen, in 12 : 3 : 1 aufspalten.

5. Die eben dargestellten Spaltungsverhältnisse finden wir auch bei der Analyse der reziproken Kreuzung, die somit nichts Neues lehrt.

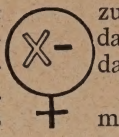
Analyse des Falles II.

1. Unter den 25 F_2-Tieren des Versuchs 1 finden sich 7 helle Tiere, und die Zahlen 18 : 7 stimmen mit den 3 : 1-Zahlen 18,75 : 6,25 sehr genau überein. F_1 zeigt die Zulässigkeit der Annahme einer Rezessivität von Hell.

2. Es fällt aber auf, daß die 7 hellen F_2-Tiere sämtlich Weibchen sind, während sich unter den dunklen Tieren sowohl Männchen wie Weibchen finden. Das könnte Zufall sein; aber in Versuch 3 sind bei einer Kreuzung dunkler Weibchen mit hellen Männchen lauter dunkle

Männchen — und kein einziges dunkles Weibchen — und lauter helle Weibchen — und kein helles Männchen — entstanden, und bei der großen Individuenzahl ist diesmal jeglicher Zufall ausgeschlossen. Wir schließen: Hell ist ein geschlechtsgebundenes rezessives Merkmal (vgl. Übung 7).

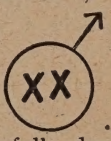
Diese Annahme schließt die weitere in sich: zu bezeichnen: dasjenige Geschlecht, das als einziges in F_2 die rezessive Anlage besitzt und zwar in 25 % der F_2-Gesamtheit, muß das heterogametische sein. Ein helles Weibchen wäre demgemäß schematisch als zugleich die Anlage für Hell.



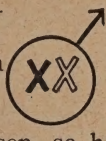
das eine ♂, das das Tier zum Weibchen macht, führt

3. Um die Richtigkeit unserer Deutung auf möglichst einfache Weise zu prüfen, zeichnen wir uns für den Versuch 1, von der P-Generation ausgehend, ein Schema des geschlechtsgebundenen Erbgangs auf. Das helle Weibchen wird durch

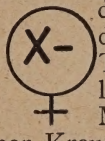
dargestellt. Das dunkle Männchen wäre bei Homozygotie



. In der F_1-Generation müssen dann die Männchen alle

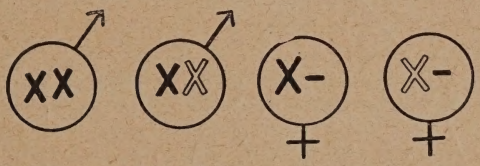


sein, d. h. heterozygot-dunkel, die Weibchen alle



d. h. ebenfalls dunkel. In F_1 des Versuchs 1 finden wir in der Tat lauter dunkle Schmetterlinge. Wäre das dunkle P-Männchen selber schon heterozygot gewesen, so hätten bei seiner Kreuzung mit einem hellen Weibchen nicht ausschließlich dunkle F_1-Nachkommen entstehen können, sondern zur Hälfte dunkle, zur Hälfte helle; das ist aber nicht der Fall.

Bei der Kreuzung der F_1-Tiere miteinander gibt es für F_2 die folgenden vier Möglichkeiten:



50 % dunkle Männchen; 25 % dunkle Weibchen; 25 % helle Weibchen.

Theorie und Tatsachen stimmen für den Versuch 1 völlig überein.

Die Durchführung der Analysen für Versuch 2—4 und die rechnerische Prüfung aller Zahlen mittels m sei der eigenen Arbeit überlassen.

III. Teil. Erbanalyse beim Menschen.

Übung 14.

Stammbaum und Ahnentafel.

Aufgabe.

Jeder Teilnehmer stelle seine eigene Ahnentafel und den Stammbaum eines seiner Vorfahren, z. B. seines Großvaters mütterlicherseits, her. Bei ungenügender Kenntnis der Verwandtschaft seien die entsprechenden Aufstellungen am Material eines Fürstenhauses geübt.

Ausführung.

Der Stammbaum (Stammtafel, Deszendenztafel) (Abb. 25) geht von einer bestimmten Person, dem sog. Probandus, aus und schreitet von diesem zu seinen Nachkommen, den Kindern und Kindeskindern, fort. Die Ahnentafel (Aszendenztafel) (Abb. 21) geht den umgekehrten Weg: beim Probanden beginnend, geht sie zu dessen beiden Eltern, vier Großeltern, acht Urgroßeltern usw. zurück. Die

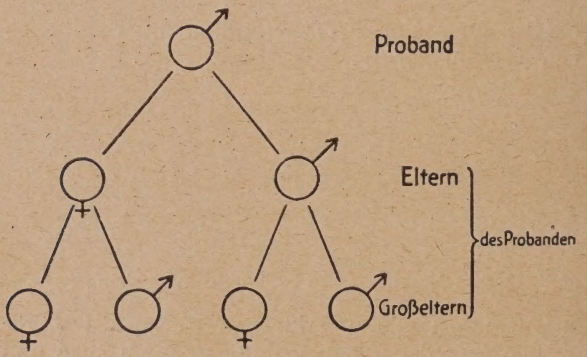


Abb. 21. Schema einer Ahnentafel.

Stammtafel ist aus leicht ersichtlichen Gründen der Ahnentafel vorzuziehen; sie stellt vor allem die Nachkommen eines Ehepaares vollständig dar. Trotzdem ist auch der Stammbaum eine unvollständige genealogische Darstellung; denn über die Vorfahren der eingeheirateten Ehegatten, die das Erbgeschehen ja doch mitbestimmen, sagt er garnichts aus. Das Ideal würde offenbar eine Vereinigung von Stammbaum und Ahnentafel sein, eine graphische Darstellung also, aus der Stammbaum wie Ahnentafel nur Ausschnitte darstellen und in der

einmal durch Rückwärtsverfolgen der Linien in die Vergangenheit eine Auskunft über die sämtlichen Vorfahren jeder einzelnen in die Darstellung einbezogenen Person erhoben werden könnte, weiterhin durch Vorwärtsverfolgen der Linien in umgekehrter Richtung eine Auskunft über sämtliche Nachkommen. Ein solches genealogisches Netzwerk (O. Hertwig) ist aber sehr schwer ausführbar und bleibt unübersichtlich, auch wenn Linien verschiedener Stärke und verschiedener Strichelung in dem Gewirr der sich mannigfach kreuzenden Linien die Orientierung erleichtern; für die praktische Arbeit kommt es daher nicht in Betracht.

Allgemeine Hinweise. Man kann Stammtafeln gar nicht genau genug aufzeichnen. Gleichgültig scheinende Angaben, etwa Altersangaben, können sich später als außerordentlich wichtig herausstellen. Besonders mache man sich eine denkbar mögliche Vollständigkeit zur Pflicht, nicht nur im Hinblick auf die Träger irgendeines als erblich angesprochenen Merkmals, sondern ganz ebenso im Hinblick auf die mit dem betreffenden Merkmal nicht behafteten Glieder eines Familienkreises. Um sagen zu können, welchen Prozentsatz die Behafteten in der untersuchten Gesamtheit ausmachen, muß man eben alle Glieder dieser Gesamtheit kennen. Man versäume nicht, früh Verstorbene, eventuell Fehlgeburten, Alter, Todesursachen usw. in die Tafeln aufzunehmen.

Man verfalle nicht etwa in den Fehler, »interessante« Stammbäume zu sammeln, d. h. nur solche Familien einer Stammbaumanalyse für wert zu halten, in denen möglichst viele behafteten Personen vorkommen; es ist von genau der gleichen Bedeutung, Stammtafeln zu kennen, in denen nur wenige oder nur ein einziges Glied einen abweichenden Genotypus dokumentiert. Schließlich unterscheide man in seinen Aufzeichnungen aufs sorgfältigste, welche Angaben über die gesunden und kranken Personen auf persönlicher Untersuchung und welche nur auf Mitteilung beruhen, weil sich sonst — bei den vielfachen Möglichkeiten des Irrtums, des Vergessens, des absichtlichen Verschweigens oder Übertreibens — zu leicht Fehler in die Aufzeichnungen einschleichen können, deren nachträgliche Ausschaltung sehr schwer oder völlig unmöglich ist.

Am besten zeichnet man sich gleich bei der Unterhaltung mit dem Probanden die Zeichen für ihn, seine Eltern und Geschwister als Grundschema auf, um sich vor dem Vergessen einer Linie zu sichern. Mit der Generation des Probanden beginnend, fragt man zuerst nach ihm und seinen Geschwistern, dann nach seinen und seiner Geschwister gegebenenfalls vorhandenen Nachkommen, um schließlich in die früheren Generationen schrittweise zurückzugehen, wobei man die eingeheirateten Personen und die mütterlichen Ahnen nicht vergessen darf.

Bezeichnungen. Männliche und weibliche Personen werden in den Stammbäumen am einfachsten durch die üblichen Zeichen ♂ und ♀ unterschieden. Ehegatten werden nebeneinander gezeichnet und durch eine wagerechte Heiratslinie (nach Art der Fig. 22 *a*, *b*, *c*) verbunden; bei zweimaliger Verheiratung kommt das eine Gemahl links, das andere rechts von dem zweimal verheirateten Eheteil und wird als 1 und 2 unterschieden (Abb. 22 *d*). Von der Heiratslinie

geht die senkrechte Kinderlinie ab (Abb. 23 *a*), die in einer wagerechten Geschwisterlinie enden kann, an welcher die Kinder, das älteste links, die übrigen in der Reihenfolge ihrer Geburt nach rechts sich an-

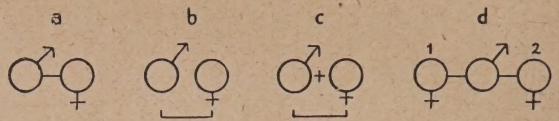


Abb. 22. *a*—*c*. Stammbaum-Symbole für Ehegatten. *d*. Zweimal verheirateter Mann.

schließend, angehängt sind (Abb. 23 *b*). Schon beim Entwurf des Stammbaums achte man darauf, überall da, wo Ehen eingegangen wurden, entsprechenden Platz für Gatten und Kinder auszusparen; überhaupt zeichne man das Ganze recht weit und übersichtlich. Durch schräg verlaufende, aus dem Hauptstammbaum herausführende und in Nebenstammbäumen weiterlaufende Heirats- oder Kinderlinien läßt sich ein teilweises genealogisches Netzwerk herstellen. Wird die Darstellung dabei zu unübersichtlich, so ist es zweckmäßiger, entsprechende Verweise auf einen zweiten, dritten, vierten Stammbaum anzubringen.

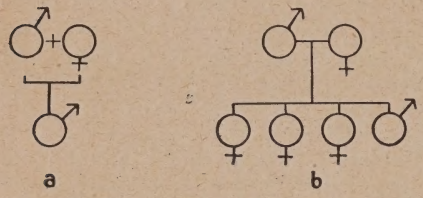


Abb. 23. Eltern und Kinder in Stammbaum-Darstellung.

Behaftet und nicht-behaftet (z. B. krank und gesund) unterscheidet man leicht durch Schwarz- oder Rotzeichnung oder Schraffierung des Erkrankten. Handelt es sich um eine Tafel mit mehreren verfolgten Eigentümlichkeiten, so muß man Buchstabenbezeichnungen einführen, die man in das Symbol der behafteten Person hineinschreibt (Abb. 24 *d*, *e*). Heterozygote Träger rezessiver Anlagen, z. B. gesunde Überträger rezessiver krankhafter Anlagen, kann man durch einen Punkt markieren (Abb. 24 *f*). Personen unbekannten Geschlechts bezeichnet ein einfacher Kreis (*c*), früh verstorbene Kinder ein Dreieck (*g*), Zwillinge eine Verbindung der im Einzelfalle zutreffenden Geschlechtssymbole (*h*, *i*, *k*). In Stammbäumen, wo Raumersparnis notwendig wird, kann man die Gesamtheit der etwa sämtlich unbehafteten Knaben einer Familie durch ein ♂ mit der darunter gesetzten Zahl, etwa 4, bezeichnen;

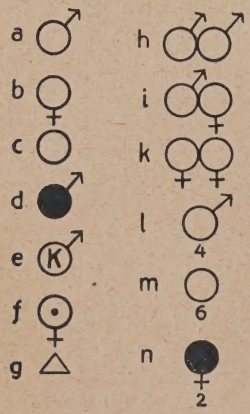


Abb. 24. Stammbaum-Symbole.

a Männliche Person. *b* Weibliche Person. *c* Unbekannten Geschlechts. *d* u. *e* behaftet (z. B. krank). *f* Trägerin einer nicht manifesten rezessiven Anlage. *g* Früh verstorben. *h*, *i*, *k* Zwillinge. *l* 4 Brüder. *m* 6 Geschwister; Geschlecht im speziellen Falle gleichgültig. *n* 2 behaftete Schwestern.

man kann dann 6 Kinder — teils Knaben, teils Mädchen — durch einen Kreis mit der Zahl 6 darunter bezeichnen usw. (Abb. 24 *l—n*). Weitere eventuell notwendig werdende Bezeichnungen lassen sich mühelos ersinnen.

Übung 15.

Stammbaumanalyse 1.

Material und Aufgabe.

Das beifolgende Stammbaummaterial (Stammbaum 1—3), das sich auf eine Stoffwechselanomalie bezieht, ist auf zwei Fragen hin zu untersuchen:

1. Handelt es sich um eine erbliche Anomalie?
2. Nach welchem Typus geht der Erbgang vor sich?

Analyse.

Frage nach der Erblichkeit. Die Frage, ob es sich um eine erbliche Anlage handelt oder nicht, ist im speziellen Falle nicht immer ohne weiteres zu beantworten. Häufung eines Merkmals in einem Familienkreis kann ja grundsätzlich auch dadurch zustande kommen, daß Infektionen von Generation zu Generation weitergegeben werden oder daß gleichmäßige Außenbedingungen, wie sie etwa in irgendeinem durch mehrere Generationen gleichgebliebenen ungünstigen sozialen Milieu gegeben sind, die gleichen Erscheinungen bei Vater, Sohn und Enkel bedingen. Wenn sich aber ein vermuteter Erbgang als den Mendelschen Gesetzmäßigkeiten folgend erweist, so ist das ein Beweis dafür, daß es sich tatsächlich um ein erbliches Merkmal handelt. Wir verschieben also zunächst die Beantwortung der Frage 1 und wenden uns der Frage 2 nach dem speziellen Erbgange unseres — wenn erblichen — Merkmals zu. Eine positive Beantwortung der Frage 2 ist zugleich eine positive Beantwortung der ersten Frage. Ausdrücklich sei gerade in diesem Zusammenhange darauf hingewiesen, daß die hier zu Übungszwecken ausgewählten Fälle besonders klar und durchsichtig und daher leicht analysierbar sind. Da, wo die Frage nicht lautet: entweder Erblichkeit oder äußere Bedingtheit, sondern wo beides in der Art ineinandergreift, daß spezielle erbliche Anlagen erst beim Eintreten bestimmter äußerer Bedingungen zur Manifestation gelangen, wo also ein Verwischen des klaren Erbganges durch das Hineingreifen der Umweltfaktoren stattfindet, liegen die Verhältnisse am kompliziertesten.

Analyse des Erbgangs.

Aufbereitung des Materials.

1. Jede Erbanalyse beim Menschen beginne man mit der — in unseren drei Stammbäumen bereits gegebenen — graphischen Darstellung des zu untersuchenden Materials.

2. Indem man die einzelnen menschlichen Ehen als Kreuzungsfälle betrachtet, die, ohne die leitende Hand eines Experimentators zustande

gekommen, sich doch wenigstens nachträglich nach bestimmten Gesichtspunkten ordnen lassen, kann man drei verschiedene Kategorien von Ehen unterscheiden:

A. Konkordante Ehen: Beide Eltern sind phaenotypisch gleich.
   a) Positiv-konkordante Ehen: Beide Eltern besitzen das betreffende Merkmal.
   b) Negativ-konkordante Ehen: Beide Eltern besitzen das betreffende Merkmal nicht.

B. Diskordante Ehen: Der eine Elter besitzt das Merkmal, der andere besitzt es nicht.

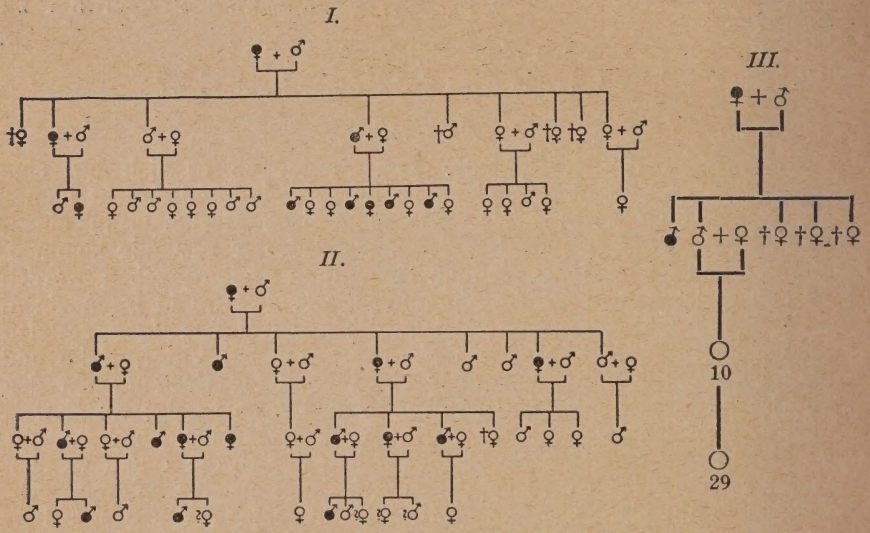


Abb. 25. Drei Stammbäume zur Übung 15. (Nach A. Weil.)

♂ = gesund, ♀ = behaftet,
†♂ = so jung verstorben } daß Aussage nicht möglich, ob behaftet oder unbehaftet.
?♀ = noch so jung }

Handelt es sich, wie in unserem Falle, um die Frage nach der Erblichkeit einer Anomalie, so kann man die drei Kategorien kurz so charakterisieren:

A. a) krank × krank,
   b) gesund × gesund.

B. krank × gesund.

Wir wollen uns im folgenden dieser kürzeren Fassung bedienen, in der die Worte krank und gesund ja leicht durch die allgemeineren Bezeichnungen behaftet und nichtbehaftet ersetzt werden können.

3. Aus der einzelnen Ehe Befunde — womöglich zahlenmäßige Befunde — zu erheben, ist bei der Kleinheit der menschlichen Familie ein oft vergebliches Beginnen. Der Ausweg, den in solchen Fällen die Erbanalyse von Tieren und Pflanzen einschlägt, besteht darin, die

Nachkommenschaften mehrerer als erbgleich anzusehender Paare zusammenzulegen und dadurch größere Zahlen zu erhalten; wir erinnern etwa an die umfangreichen Spaltzahlen in dem in Übung 12 besprochenen Mäusefall. Den gleichen Weg, aus einer Anzahl menschlicher Familien gleichsam Großfamilien zu bilden, wählen wir bei der Stammbaumanalyse. Nur müssen wir uns darüber klar bleiben, daß eine solche Zusammenlegung eine wichtige Fehlerquelle birgt; denn der Nachweis wirklicher Erbgleichheit der Eltern in den zu einer Kategorie zusammengelegten Familien ist auch da, wo Stammbaummaterial über ihre Vorfahren vorliegt, weniger einwandfrei als im Tier- und Pflanzenversuch, wo über eine solche genotypische Übereinstimmung der Eltern auf Grund vorheriger Kreuzungen eine klare Aussage möglich ist. Wo es irgend angängig ist, teilt man daher die Kategorien unter, z. B. dadurch, daß man die kranken Eltern danach unterscheidet, ob sie ihrerseits einer diskordanten, einer positiv-konkordanten oder einer negativ-konkordanten Ehe entstammen, usw.

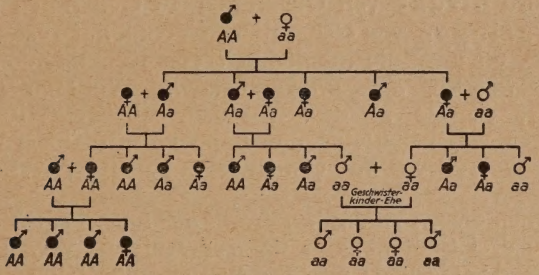


Abb. 26. Schematischer Stammbaum für dominanten Erbgang.

Dominanter und rezessiver Erbgang. Im einfachsten Falle, der uns im folgenden ausschließlich beschäftigen soll, kann ein Erbvorgang beim Menschen nach dem Typus des Monohybridismus verlaufen. Liegt ferner zwischen den beiden Merkmalen des Merkmalspaares das

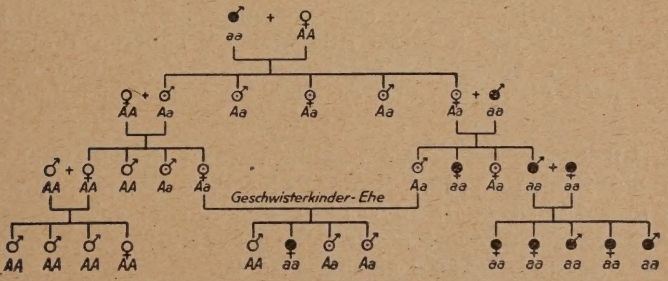


Abb. 27. Schematischer Stammbaum für rezessiven Erbgang.

Verhältnis Dominanz-Rezession vor, so gibt es für ein einzelnes in Rücksicht gezogenes Merkmal zwei Hauptfälle: dominanten und rezessiven Erbgang. Ein dominantes Merkmal ist an das Gen *A* gebunden, ein rezessives Merkmal an das Gen *a*. (Vgl. die schematischen Stammbäume Abb. 26, 27.)

Ist das Merkmalspaar durch die Merkmale krank—gesund gegeben, so kann sich also das Merkmal krank entweder dominant oder rezessiv vererben. Bei dominantem Erbgang sind die *AA*- und die *Aa*-Personen krank; nur die *aa*-Personen sind gesund. Bei rezessivem Erbgang sind genau umgekehrt die *aa*-Personen krank, dagegen die *AA*- und die *Aa*-Personen gesund. Bei dominantem Erbgang gibt es zwei genotypisch verschiedene Gruppen phaenotypisch Kranker; bei rezessivem Erbgang gibt es entsprechend zwei genotypisch verschiedene Gruppen phaenotypisch Gesunder.

Gang der Analyse.

1. Schon die *einfache Betrachtung des Stammbaums* erlaubt Schlüsse auf die Art des Erbgangs. Bei dominantem Erbgang gibt es keinen Kranken, der nicht wenigstens einen kranken Elter hätte: die Anomalie wird direkt von Generation zu Generation weitergegeben. Ein Überspringen von Generationen deutet auf rezessiven Erbgang. (Vgl. aber S. 66 über die Möglichkeit von Komplikationen.)

2. *Untersuchung der Ehekategorien.* Weiteren Aufschluß gibt die Prüfung, ob die in den einzelnen Ehekategorien auftretenden Kombinationen von behafteten und unbehafteten Kindern den für diese Kategorien theoretisch zu erwartenden Spaltungsverhältnissen entsprechen.

Wir nehmen diese Prüfung *an Hand der tabellarischen Darstellung* S. 69 für die drei Stammbäume unserer Aufgabe vor. Es ergibt sich:

I. Gesund $\times$ Gesund: ausnahmslos gesunde Kinder.

II. Krank $\times$ Krank: keine solche Ehe vorhanden.

III. Gesund $\times$ Krank: 13 Ehen. Die Kranken in diesen Ehen stammen ihrerseits wieder aus Ehen Krank $\times$ Gesund, wenn wir von den drei Kranken absehen, mit denen die drei Stammbäume beginnen und über deren Vorfahren wir nichts wissen. Vorsichtigerweise zählen wir also a) die Kinder aller 13 diskordanten Ehen, b) die Kinder aus den nach Fortfall jener drei ersten übrigbleibenden 10 Ehen, bei denen die Erbgleichheit der kranken Eltern einen höheren Wahrscheinlichkeitsgrad besitzt. Wir zählen, Generation nach Generation, die Familien von links nach rechts aus und erhalten folgende Aufstellung:

(Siehe Seite 70)

Bei Fortfall immer der ersten Familie unserer drei Stammbäume verbleiben die Zahlen 16 : 13. Beide Proportionen, sowohl 23 : 21 (statt 22 : 22) und 16 : 13 (statt 14,5 : 14,5) zeigen eine sehr gute Übereinstimmung mit der Proportion 50 % Kranker : 50 % Gesunder, wie sie bei der Kreuzung $Aa \times aa$ zu erwarten ist.

Ist nun *Aa* der Kranke und *aa* der Gesunde oder umgekehrt? Unsere Tabelle zeigt uns ja, daß sowohl bei rezessivem wie bei dominantem Erbgang diese Kombination $Aa \times aa$ und dieses Resultat 50 : 50 eintreten kann. Läge rezessiver Erbgang vor, wäre der Kranke also *aa*, so müßte man die Annahme machen, daß jeder Ehepartner eines Kranken heterozygot in bezug auf die gleiche Anomalie gewesen wäre, d. h. das Krankheitsgen *a* verborgen mitgebracht hätte. Die

Darstellung des monohybriden Erbgangs einer Anomalie.

	Dominanter Erbgang	Rezessiver Erbgang
Ehekategorien	***AA*** } = ***krank*** ***Aa*** } *aa* = gesund	*AA* } = gesund *Aa* } ***aa* = *krank***
I. Gesund × Gesund (negativ-konkordante Ehen)	1 Möglichkeit: *aa* × *aa:* nur gesunde Kinder	3 Möglichkeiten: *AA* × *AA:* } nur gesunde Kinder; *AA* × *Aa:* } nur gesunde Kinder; *Aa* × *Aa:* 75 % gesunde (*AA* und *Aa*) + 25 % kranke (*aa*) Kinder
II. Krank × Krank (positiv-konkordante Ehen)	3 Möglichkeiten: *AA* × *AA:* } nur kranke Kinder; *AA* × *Aa:* } nur kranke Kinder; *Aa* × *Aa:* 75 % kranke (*AA* und *Aa*) + 25 % gesunde (*aa*) Kinder	1 Möglichkeit: *aa* × *aa:* nur kranke Kinder
III. Gesund × Krank (diskordante Ehen)	2 Möglichkeiten: *aa* × *AA:* nur kranke Kinder; *aa* × *Aa:* 50 % gesunde + 50 % kranke Kinder	2 Möglichkeiten: *AA* × *aa:* nur gesunde Kinder; *Aa* × *aa:* 50 % gesunde + 50 % kranke Kinder

	Familie Nr.	Zahl der kranken Kinder	Zahl der gesunden Kinder	Nichts bekannt über
Stammbaum 1:	1	2	3	4
	2	1	1	
	3	5	4	
Stammbaum 2:	1	4	4	
	2	4	2	
	3	3	—	1
	4	—	3	
	5	1	1	
	6	1	—	1
	7	1	1	1
	8	—	—	2
	9	—	1	
Stammbaum 3:	1	1	1	3
	Summe	23	21	12

Annahme, daß das 10 mal eingetreten sein soll, ist aber so unwahrscheinlich, daß wir auf dominanten Erbgang schließen. Jetzt ist der Kranke ein mischerbiges Individuum *Aa* — ein aus einer Ehe Gesund × Krank stammender Kranker, wie wir ihn 10 mal besitzen, muß bei dominantem Erbgang ja *Aa* sein —, und sein gesunder Ehepartner *aa* ist reinerbig inbezug auf den Nichtbesitz des Krankheitsgens. Das ist eine durchaus wahrscheinliche Annahme.

Da die Ehen der Kategorie I, die für sich allein nichts hätten entscheiden können, und da vor allem auch die bei einfacher Betrachtung der Stammbäume deutliche direkte Vererbung von Krankheitsträger zu Krankheitsträger aufs beste zu unserer Annahme passen, so können wir sagen, daß keine einzige Tatsache der Annahme eines Monohybridismus mit Dominanz des Krankheitsgens widerspricht[1]).

Hätten die bei der Untersuchung der Familienkategorien zutage tretenden Tatsachen nicht zu der Annahme eines monohybriden Erbgangs gestimmt, so hätten wir mit Hilfe neuer tabellarischer Aufstellungen als nächste Möglichkeit die eines Dihybridismus (Spaltzahlen etwa 15 : 1 oder 9 : 7) prüfen müssen usw.

3. In Fällen, wo die Übereinstimmung zwischen empirischen und theoretischen Zahlen nicht so unmittelbar deutlich ist wie soeben, ist natürlich stets mittels des mittleren Fehlers (vgl. Übung 10, S. 43) zu prüfen, ob eine solche Übereinstimmung angenommen werden darf.

Zusammenfassung. Die Analyse eines Stammbaums umfaßt folgende Punkte:

1. Durchsicht des Stammbaums: Dominanz oder Rezession?
2. Untersuchung der drei Familienkategorien, ob und welcher Spaltungstypus vorliegt.
3. Prüfung der Spaltzahlen mittels *m*.

[1]) S. aber S. 84.

Übung 16.

Stammbaumanalyse 2.

Material und Aufgabe.

Die in dem nebenstehenden Stammbaum (Abb. 28) aufgezeichnete Krankheit ist auf ihre Erblichkeitsverhältnisse zu untersuchen.

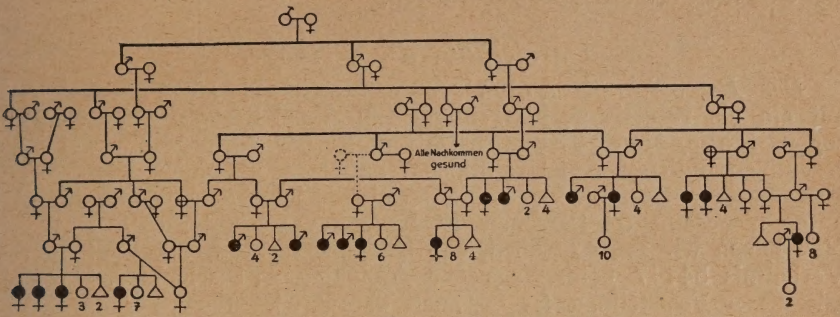


Abb. 28. Stammbaum zur Übung 16. (Nach H. Lundborg.)
♀ Außerehelich. ♀ Dieselbe Frau.

Auswertung.

1. Überlegungen und zahlenmäßige Prüfungen genau der gleichen Art, wie wir sie in der vorigen Übung durchführten, lassen die Rezessivität der Krankheit erkennen. Die früh verstorbenen Kinder bleiben wieder unberücksichtigt, da die betreffende Krankheit erst später ausbricht und eine Einordnung der Kinder in die Merkmalsrubriken krank oder gesund nicht möglich ist.

Ein Punkt bedarf besonderer Beachtung: das Auftreten reinerbig-rezessiver Kinder in Verwandtenehen, wie sie unser Stammbaum zahlreich zeigt. Bei solcher Verwandtenehe ist die Möglichkeit der Heirat zweier gesunder mischerbiger Personen, die beide die gleiche Krankheitsanlage *a* verborgen tragen, sehr viel mehr gegeben, als wenn eine *A a*-Person in einen fremden Stamm einheiratet.

2. Die Berechnung des mittleren Fehlers zeigt die Zulässigkeit unserer Auffassung der Spaltzahlen. Wir werden aber eine wichtige Einschränkung dieses Schlusses in der nächsten Übung kennenlernen. Wäre unser Zahlenmaterial größer und daher nicht mit einem so weiten Schwankungsspielraum „belastet", so würden wir wahrscheinlich gesehen haben, daß unser Schluß durch die Zahlen nicht wirklich gestützt wird. Wir weisen, der folgenden Übung vorgreifend, auf diesen Punkt hin, um daran zu erinnern, daß eine „genügende Übereinstimmung" zwischen beobachteten und theoretischen Zahlen zunächst nur einen mangelnden Widerspruch, durchaus aber nicht einen gelieferten Beweis zu bedeuten braucht (vgl. S. 54).

Übung 17.

Geschwistermethode.

Material und Aufgabe.

Das in Übung 16 untersuchte Material von Myoklonus-Epilepsie, das sämtliche Fälle dieser Erkrankung in einem von LUNDBORG untersuchten 2232köpfigen schwedischen Bauerngeschlecht umfaßt, ist mittels der Geschwistermethode zu bearbeiten.

Darstellung der Methode.

Der Rezessivenüberschuß. In menschlichem Material, das sich auf ein als rezessiv zu betrachtendes Merkmal bezieht, kann sich ein sogen. Rezessivenüberschuß zeigen, der darin besteht, daß die rezessiven Individuen viel zahlreicher auftreten, als es der theoretischen Erwartung entspricht. Unser Material von Myoklonus-Epilepsie zeigt unter insgesamt 54 Personen 17 Kranke, also nahezu $^1/_3$ statt $^1/_4$. Nun haben wir zwar gesehen, daß bei fehlertheoretischer Prüfung das Verhältnis 54 : 17 keineswegs der Annahme 4 : 1 widerspricht; aber mit dieser Feststellung ist — auch darauf wiesen wir bereits hin — die Richtigkeit der Annahme noch nicht bewiesen. Eine weitere Überlegung zeigt denn auch, daß die Proportion 54 : 17 die tatsächlichen Zahlenverhältnisse wahrscheinlicherweise gar nicht genau wiedergibt, obwohl in ihr alle Rezessiven des LUNDBORGschen Materials enthalten sind, sondern daß in diesem Bauerngeschlecht wahrscheinlich eine relativ geringere Zahl von Rezessiven vorhanden ist. Wenn wir uns nämlich fragen, wie denn LUNDBORG zu seinen Zahlen gekommen ist, so zeigt sich folgendes:

Ob eine Familie in seinen Aufzeichnungen Aufnahme fand oder nicht, hing einzig und allein von der Beschaffenheit der Kinder ab. Wir haben es unserer Annahme nach ja mit Ehen zweier Mischerbiger $Aa \times Aa$ zu tun, in deren Nachkommenschaft $^1/_4$ $aa = 25\,\%$ Kranke zu erwarten sind. Die Eltern sind als Aa immer unbelastet, und ihr Genotypus ist überhaupt nur dadurch als Aa erkennbar, daß in ihrer Nachkommenschaft Kranke auftreten. Eine Familie wurde also nur dann berücksichtigt, wenn mindestens ein krankes Kind in ihr vorhanden war. Beim Vorhandensein nur gesunder Kinder schied die betreffende Familie für die Untersuchung aus; Eltern und Kinder waren ja gesund, und es war kein Anhaltspunkt für die Annahme gegeben, hier läge eine $Aa \times Aa$-Familie vor. Es fallen also in jeder Untersuchung rezessiver Merkmale mit Notwendigkeit diese Familien aus; in dem Rest von Familien, selbst wenn er, wie in LUNDBORGS Untersuchung, vollständig erfaßt werden kann, müssen dann die Rezessiven verhältnismäßig zu reich vertreten sein, weil eben eine Anzahl gesunder Individuen nicht mitzählt.

Es leuchtet ohne weiteres ein, daß der Rezessivenüberschuß letzten Endes eine Folgeerscheinung der Kleinheit der menschlichen Familie ist, und je kleiner im Einzelfalle die zur Untersuchung kommenden Familien sind, um so mehr fällt der Rezessivenüberschuß und damit

die Verfälschung der Erbzahlen ins Gewicht. Wenn wir uns z. B. in schematischer Weise denken, wir hätten es mit einer Anzahl von Familien zu tun, die samt und sonders nur je zwei Kinder hätten, so würden wir (Abb. 31) in den sieben zu unserer Beobachtung kommenden Familien unter 14 Kindern 8 Kranke finden, während das wahre Verhältnis 8 Kranke unter 32 Kindern wäre.

Die Geschwistermethode. Die Methode, mittels derer der Rezessivenüberschuß ausgeschaltet werden kann, ist die Geschwistermethode, die wir ebenso wie die soeben gegebene Erklärung des Rezessivenüberschusses Weinberg verdanken.

Zum leichteren Verständnis der Methode gehen wir von einem scheinbar simplen Beispiel aus. Wir denken uns, wir hätten ein aus einer Fahne herausgerissenes Stück Tuch vor uns, das infolge seiner unregelmäßigen Form den ursprünglichen Zustand der Fahne in keiner Weise repräsentierte. Wir wären natürlich nicht imstande, die ursprüngliche Größe der Fahne aus dem Tuchfetzen zu ermitteln; aber das Verhältnis, in dem die einzelnen Farben auf der Fahne vorhanden waren, könnten wir angeben, wenn wir durch eine zweckmäßige Schnittführung ein regelmäßig geformtes Stück, das der ganzen Fahne also „ähnlich" im geometrischen Sinne wäre, aus dem Fetzen herausschnitten; und einen solchen Schnitt ermöglicht uns der Umstand, daß die Fahne als Ganzes einen regelmäßigen Aufbau besaß. Wir benutzen für unsere Berechnung der Farbenverteilungsverhältnisse auf der Fahne also nicht das ganze Bruchstück, das wir als Rohmaterial besitzen, sondern ein zurechtgestutztes Stück dieses Bruchstückes.

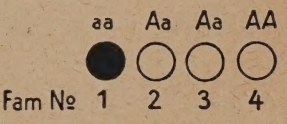


Abb. 29. Kinder aus 4 *Aa* × *Aa*-Ehen mit je 1 Kind; Schema.

Einen regelmäßigen Aufbau zeigt nun auch, um weiter bei unserem vorhin gewählten schematischen Beispiel zu bleiben, die Gesamtheit unserer Zweikinderfamilien.

Hätte jede Familie nur ein Kind, so würden theoretisch immer vier Familien folgenden Kinderbesitz zeigen: Abb. 29.

Soll zu diesem einen Kind noch ein zweites hinzukommen, so kann das natürlich wieder *aa, Aa, aA* oder *AA* sein, gleichgültig, ob das erste Kind die eine oder andere Erbstruktur besaß (Abb. 30). Diesmal werden also unter 16 Familien sich die folgenden Verteilungsverhältnisse finden (Abb. 31): neun Zweikinderfamilien werden gar kein behaftetes Kind aufweisen, in je drei weiteren wird eins, das erstgeborene oder das zweite, behaftet sein, und einmal unter 16 Familien wird eine mit zwei kranken Kindern auftreten.

Wenn wir die Erst- und Zweitgeborenen durch einen wagerechten Strich trennen, so ist natürlich in beiden Reihen das gleiche Verhältnis von Rezessiven zur Gesamtzahl gegeben. In jeder der beiden Reihen gibt es aber noch eine senkrechte Linie, die zwei Stücke voneinander trennt, in deren jedem wiederum die ursprüngliche Zahlenverteilung sich wiederfindet. Für die untere Reihe läuft dieser Trennungsstrich zwischen Familie 4 und 5 (Abb. 32): Unter den linken vier In-

dividuen wie unter den rechten zwölf Individuen beträgt die Zahl der Rezessiven immer wieder $^1/_4$ der Personenzahl.

Verlängern wir nun den senkrechten Trennungsstrich nach oben, so erkennen wir, daß er die zweitgeborenen Kinder in zwei Gruppen zerlegt hatte, die man — scheinbar etwas umständlich — als die Gruppe

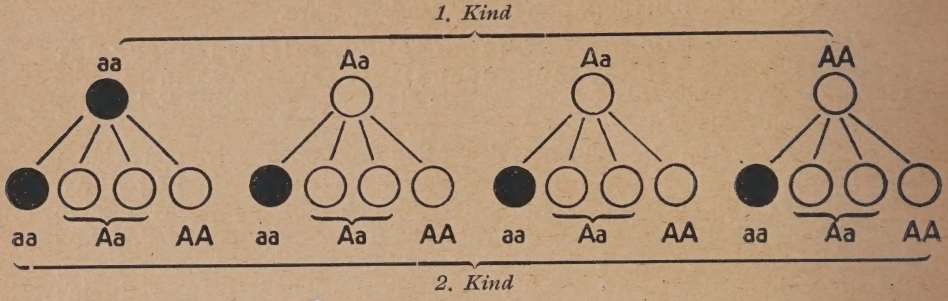


Abb. 30. Schema (Erklärung im Text).

der Geschwister der erstgeborenen Kranken (links) und die Gruppe der Geschwister der erstgeborenen Gesunden (rechts) bezeichnen kann. Die zweite Gruppe kann für das, worauf wir hinaus

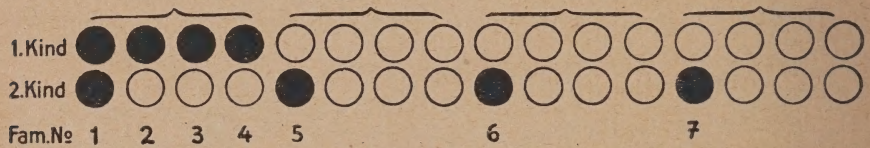


Abb. 31. Kinder aus 16 *Aa* × *Aa*-Ehen mit je 2 Kindern; Schema. (Abgeändert nach W. Weinberg.)

wollen, fortan außer acht bleiben. Für die erste Gruppe dagegen halten wir fest: Das in der *Gesamtheit* der Zweikinderfamilien herrschende Rezessivenverhältnis finden wir,

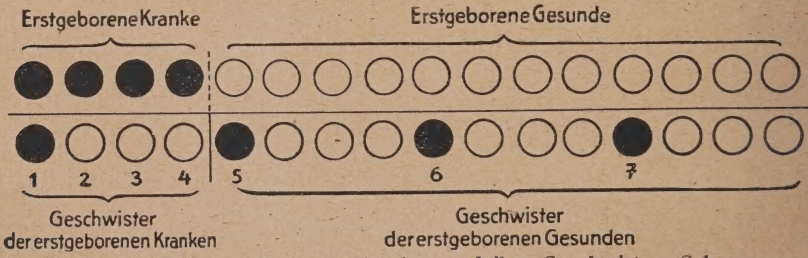


Abb. 32. Die erstgeborenen Kranken und ihre Geschwister; Schema.

wenn wir, ausgehend von den kranken Erstgeborenen, diese selbst unberücksichtigt lassen und *nur ihre Geschwister* zählen.

Was von den Geschwistern der erstgeborenen Kranken gilt, besitzt

die gleiche Gültigkeit auch für die Geschwister der zweitgeborenen Kranken. Denn Reihe I und II sind ja durchaus gleich aufgebaut; nur die Reihenfolge der gesunden und kranken Personen ist in der Zeichnung verschieden (Abb. 33).

Dann muß der obige Satz aber auch für die Summe der beiden Geschwistergruppen gelten. Die Summe der Geschwister der erstgeborenen und zweitgeborenen Kranken ist aber nichts anderes als die Summe der Geschwister aller Kranken. Und so ergibt sich der Satz: Wenn wir, von den Kranken ausgehend, diese selbst unberücksichtigt lassen und *nur ihre Geschwister* zählen, so muß das Verhältnis von Gesunden zu Kranken, das

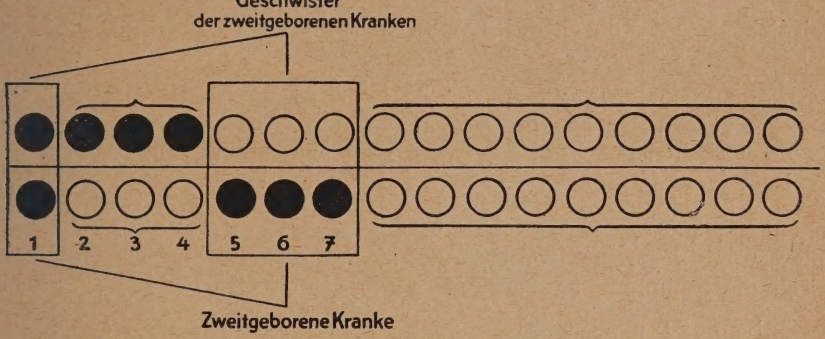


Abb. 33. Die zweitgeborenen Kranken und ihre Geschwister; Schema.

unter den Geschwistern herrscht, dasselbe sein wie in der ursprünglichen Gesamtheit.

Da uns nun alle acht Kranken, die in unseren 16 Familien vorkommen, zur Verfügung stehen, so können wir, von diesen acht Kranken ausgehend, den Rezessivenüberschuß wieder beseitigen, wenn wir die Geschwister dieser acht Kranken auf ihre Beschaffenheit prüfen. Diese Prüfung hätte das folgende Ergebnis (Abb. 34): Das erstgeborene kranke Kind der Familie 1 hat 1 krankes Geschwister; desgleichen hat das zweitgeborene kranke Kind dieser Familie 1 krankes Geschwister. Das sind zusammen 2 kranke Geschwister, die wir in unser Schema einzeichnen. Die beiden schwarzen Kreise stellen nun also sozusagen etwas anderes dar als vorher: nicht einfach mehr ein krankes Individuum als solches, sondern insofern, als es Geschwister eines anderen kranken Individuums ist. In Familie 2, 3 und 4 hat jeweils das erstgeborene, in 5, 6 und 7 das zweitgeborene kranke Kind ein gesundes Geschwister; diese 6 gesunden Geschwister kommen in unser Schema. Statt der rohen Zahlen: 8 Rezessive unter 14 Personen haben wir jetzt das richtige Verhältnis: 2 unter $8 = 1/4$.

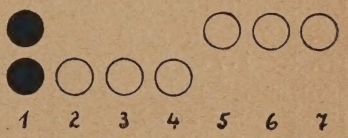


Abb. 34. Die Geschwister der Rezessiven in $Aa \times Aa$-Ehen mit je 2 Kindern; Schema. (Nach W. Weinberg.)

Wir gehen also bei unserer Schnittführung von der einzigen Angriffsfläche aus, die uns zur Verfügung steht: das sind die rezessiven Personen. Aber nicht sie selbst, sondern das, was sie als Geschwisterbesitz mitbringen, geht in die Rechnungen ein; die Kranken als solche lassen wir weg, sofern sie nicht selber wieder — wie in Familie 1 — Geschwister eines anderen Kranken sind. Wir zählen eine Person *nur dann, wenn* sie das Geschwister eines Rezessiven ist, und zählen sie *so oft, als* sie das Geschwister eines Rezessiven ist. (Vgl. auch die Tabelle S. 77.)

Formel der Geschwistermethode. Haben wir eine Anzahl von Familien mit p_1, p_2, p_3 usw. Kindern und darunter x_1, x_2 usw. Rezessiven, so ist das ursprüngliche Rezessivenverhältnis, in unserem Beispiel also $^1/_4$, durch die Proportion $\frac{\Sigma x}{\Sigma p} = \frac{\text{Summe aller Rezessiven}}{\text{Summe aller Kinder}}$ gegeben.

Jeder Rezessive hat nun $(p-1)$ Geschwister; denn p Kinder sind insgesamt in einer Familie vorhanden, und das rezessive Kind, nach dessen Geschwistern gefragt wird, fällt natürlich weg. Wenn nun 1 Rezessiver $(p-1)$ Geschwister hat, so haben x Rezessive $x(p-1)$ Geschwister. Ferner hat 1 Rezessiver $(x-1)$ rezessive Geschwister, und x Rezessive haben $x(x-1)$ rezessive Geschwister. Die Summe der rezessiven Geschwister sämtlicher Rezessiven, dividiert durch die Summe der überhaupt vorhandenen Geschwister sämtlicher Rezessiven, ist dann $\frac{\Sigma x(x-1)}{\Sigma x(p-1)}$ zu schreiben. Dieser Bruch besitzt wieder beispielsweise den Wert $^1/_4$. Es gilt allgemein:

$$\frac{\Sigma x(x-1)}{\Sigma x(p-1)} = \frac{\Sigma x}{\Sigma p}.$$

Praktische Anwendung der Geschwistermethode. Man trägt in die ersten Spalten einer Tabelle die Kinderzahl p_1, p_2, p_3 usw. und die Zahl der rezessiven Kinder x_1, x_2, x_3 usw., Familie für Familie, ein. In die dritte Spalte schreibt man die Zahl der Geschwister der Rezessiven $= x(p-1)$, z. B. für Familie Nr. 1: $3 \cdot (6-1) = 15$, für Familie Nr. 2: $1 \cdot 7 = 7$ usw., in die letzte Spalte die Zahl der rezessiven Geschwister der Rezessiven $= x(x-1)$, also für Familie Nr. 1: $3 \cdot (3-1) = 6$, für Familie Nr. 2: $1 \cdot 0 = 0$ usw. Die Summierung der beiden letzten Spalten ergibt die „gereinigten" Zahlen; sie liegen in unserem Beispiel, wo sie $\frac{20}{88}$ sind, der idealen Proportion $\frac{22}{88} = 25\,\%$ sehr nahe. Die Prüfung dieser Zahlen mittels m zeigt, daß sie als genügend mit dem Wert 25 % übereinstimmend aufgefaßt werden dürfen. Diese Zahlen $\frac{20}{88}$ müssen wir allen weiteren Erörterungen über den Erbgang der Myoklonus-Epilepsie zugrunde legen, nicht die unkorrigierten Zahlen $\frac{17}{54}$.

Fam. Nr.	Kinderzahl p	Zahl der rezessiven Kinder x	Geschwister der Rezessiven $x\,(p-1)$	Rezessive Geschwister der Rezessiven $x\,(x-1)$
1	6	3	15	6
2	8	1	7	—
3	6	2	10	2
4				
5				
6				
7				
8				
9				
	Summe = 54	Σx = 17	$\Sigma x\,(p-1)$ = 88	$\Sigma x\,(x-1)$ = 20

Anwendbarkeit der Geschwistermethode. Wir gingen von der Annahme aus, daß wir aus einer Gesamtheit — im Schema von 32 Personen — alles erfaßt hätten, was an Rezessiven in dieser Gesamtheit vorhanden ist. In dieser Erfassung **aller** Rezessiven in einer untersuchten Gesamtheit liegt die Voraussetzung und die Grenze für die Anwendbarkeit der Geschwistermethode. Bei der Untersuchung seines über 2000 Köpfe zählenden Bauerngeschlechts konnte LUNDBORG sämtliche überhaupt vorliegenden Fälle von Myoklonus-Epilepsie buchen. Hier ist also die Geschwistermethode anzuwenden. Ebenso ist man zur Anwendung dieser Methode überall da berechtigt, wo ein größerer Bezirk, etwa eine Provinz oder eine Stadt, vollständig auf das betreffende Merkmal durchuntersucht werden konnte. Nicht anwendbar ist die Geschwistermethode dagegen überall dort, wo, wie etwa in den Aufzeichnungen eines einzelnen Arztes über seine Patienten, nur ein beschränkter Teil der wirklich vorhandenen Kranken im Untersuchungsmaterial auftritt. In Fällen wie diesem ist die Probandenmethode, die wir in der folgenden Übung kennenlernen werden, anzuwenden.

Übung 18.

Probandenmethode. Reduktionsmethode.

Material und Aufgabe.

Dem leitenden Arzt einer Klinik sind im Laufe der Jahre zehn Familien bekannt geworden, in denen eine bestimmte erbverdächtige Krankheit aufgetreten ist. Die Kranken verteilen sich folgendermaßen auf die Familien:

Fam. Nr.	Kinder	davon krank
1	7	2
2	6	1
3	8	3
4	5	1
5	7	2
6	8	1
7	9	3
8	4	1
9	2	2
10	12	4

In Familie 5 sind beide Kranken, in Familie 7 ebenfalls zwei Kranke zur Behandlung gekommen; sonst war immer nur 1 Familienmitglied in Behandlung. Die Eltern waren in allen zehn Fällen beide normal.

Welcher Korrektur bedürfen diese Zahlen, um erbanalytisch verwertbar zu werden?

Darstellung der Probandenmethode.

Da es sich offenbar um einen rezessiven Erbgang handelt, so trifft alles beim LUNDBORG-Fall über den Rezessivenüberschuß Gesagte auch hier zu. Nur eins liegt hier anders: LUNDBORG hatte das gesamte Familienmaterial eines Bauernstammes zur Verfügung und konnte aus ihm alle Familien mit kranken Kindern herauslesen. Im diesmaligen Falle haben wir auf dem Wege über einige zu uns gekommene Personen über deren Familienverhältnisse Nachricht erhalten; unser Material enthält also bestenfalls die Fälle eines bestimmten Bezirks, vielleicht auch diese nicht einmal sämtlich: es ist lückenhaft. Die Geschwistermethode läßt sich demgemäß nicht anwenden, sondern die Probandenmethode.

Bei der Ableitung der Geschwistermethode sahen wir gleich anfangs, daß wir, ausgehend von den erstgeborenen Kranken, unter deren Geschwistern die richtigen Verteilungsverhältnisse fanden (Abb. 30, 32). Wenn wir also aus dem Zweikindermaterial nur die erstgeborenen Rezessiven erfaßt hätten, so hätten wir, allein von diesen ausgehend, die Zahl 25 % errechnet. Wir hätten dabei aber nicht die Geschwistermethode anwenden dürfen, also in Familie 1 nicht sagen dürfen: jedes der zwei Rezessiven hat 1 rezessives Geschwister, sondern: das eine erstgeborene rezessive Kind in Familie 1 hat 1 krankes Geschwister; und nur dieses eine kranke Geschwister hätten wir in die Berechnungstabelle aufgenommen. Das zweite kranke Kind aber durfte nach seinen Geschwistern nicht gefragt werden, weil wir einzig und allein von den erstgeborenen Kranken ausgehen mußten, wenn unsere Schnittführung richtig bleiben soll. Wir fragen also nur nach den Geschwistern der *unmittelbar* erfaßten Kranken; solche unmittelbar erfaßten Personen, von denen die weitere Untersuchung ausgeht, heißen aber Probanden (vgl. S. 62).

Nun nehmen wir weiterhin schematisch an, alle erstgeborenen Personen wohnten in einem Stadtteil A, alle zweitgeborenen im Stadt-

teil B. Dann müssen wir, wenn uns alle Rezessiven des Stadtteils A zugehen, wiederum nach den Geschwistern dieser in A wohnenden Probanden fragen und nur nach diesen Geschwistern.

Der Grundsatz der Probandenmethode lautet also: Wenn aus einer Gesamtheit nur ein *Teil* der Rezessiven *als Probanden* zur Beobachtung kommt, so haben wir die Geschwister der Probanden und die rezessiven Geschwister der Probanden zu zählen, und die beiden Geschwistersummen, zueinander ins Verhältnis gesetzt, ergeben das in der Gesamtheit herrschende Rezessivenverhältnis.

Beispiel der Dreikinderschaften. Hätten wir, um noch ein weiteres schematisches Beispiel zu wählen, eine Gesamtheit von 64 Kinderschaften aus $Aa \times Aa$-Ehen mit je drei Kindern — das Schema Abb. 35 leitet sich aus dem Schema Abb. 31 so her wie dieses aus Abb. 29 über Abb. 30 — und nehmen wir an, die linke Reihe — die Erstgeborenen — wohnte im Bezirk *A*, die mittlere im Bezirk *B*, die rechte in *C*. Dann gäbe es, je nachdem aus welchen Bezirken uns rezessive Personen zugehen, mehrere Fälle:

I. Nur *A* liefert einer in *A* befindlichen Klinik die Probanden. Erfaßt werden Familie 1—7 und 11—19. Die Geschwister dieser Probanden, d. h. die in den beiden Rechtecken rechts vom einfachen senkrechten Strich gezeichneten Personen, ergeben das richtige Verhältnis $8 : 32 = 1 : 4$.

II. *A* und *B* liefern die Probanden. Diesmal werden die ersten 28 Familien des Schemas erfaßt. Die Geschwister der Probanden sind folgendermaßen zu buchen:

Fam. 1: Der erste Proband hat zwei Geschwister, davon zwei krank; ebenso hat auch der zweite Proband zwei Geschwister, davon zwei krank. Zu buchen sind: vier Geschwister, darunter vier kranke Geschwister.

Fam. 2: Jeder der beiden Probanden hat zwei Geschwister, davon eins krank. Zu buchen sind: vier Geschwister, darunter zwei kranke.

Fam. 3, Fam. 4 } wie bei Fam. 2.

Fam. 5—10: Der eine Proband hat jedesmal zwei Geschwister, davon ein krankes.

Die Tabelle begänne also:

Familie Nr.	Geschwister der Probanden	Rezessive Geschwister der Probanden
1	4	4
2	4	2
3	4	2
4	4	2
5	2	1

Insgesamt ergäbe dieser Fall II $\frac{16}{64} = \frac{1}{4}$. Dieser Bruch $\frac{16}{64}$ aus *A* und *B* zusammen ist $= \frac{2 \cdot 8}{2 \cdot 32}$, d. h. die Zahlen sind gegenüber dem

Fall I — Erfassung der Probanden aus *A* allein — verdoppelt. Zwei genau gleich aufgebaute Bezirke geben eben zusammen doppelt so viele Fälle wie jeder Bezirk für sich allein.

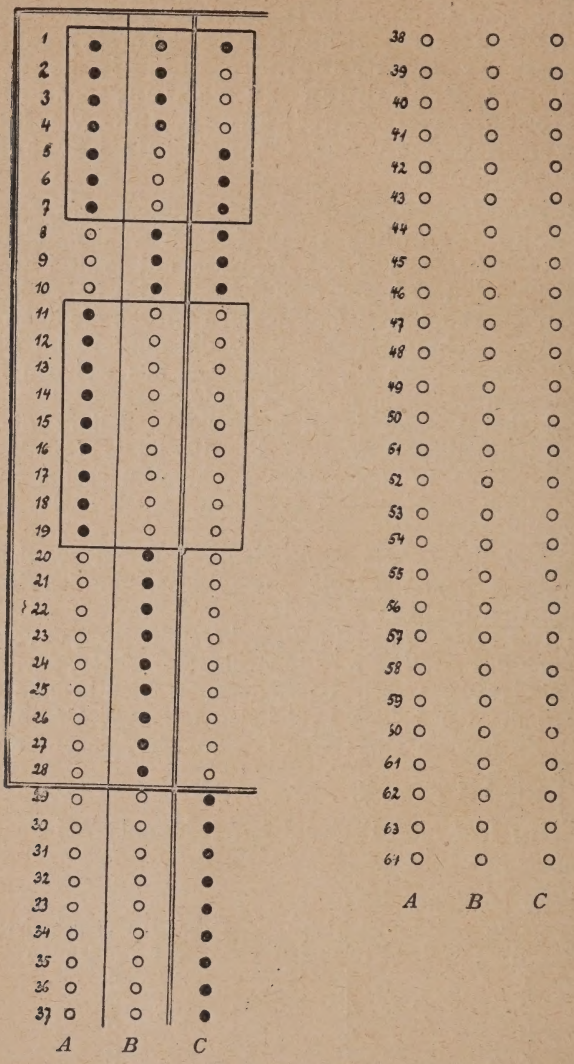


Abb. 35. Verteilung der dominanten und rezessiven Personen in 64 *Aa* × *Aa*-Ehen mit je 3 Kindern; nähere Erläuterung im Text. (Nach G. Just.)

III. *A*, *B* und *C* liefern die Probanden, etwa durch gemeinsame Verarbeitung der in den Kliniken in *A*, *B* und *C* gesammelten Erfahrungen. Diesmal werden alle 37 Familien mit Rezessiven erfaßt;

ein vollständiges Material liegt vor, und die Geschwistermethode kommt zur Anwendung. Die Geschwistermethode stellt sich so als ein Grenzfall der Probandenmethode dar: als der Fall nämlich, in dem sämtliche Rezessiven zugleich Probanden sind.

Die wirklichen Verhältnisse sind natürlich nicht von so schematischer Einfachheit, wie es hier zur Darstellung des Prinzips der Methode angenommen ist. Trotzdem das der prinzipiellen Richtigkeit keinen Abbruch tut, muß man den Unterschied zwischen theoretischem Schema und Wirklichkeit bei der praktischen Anwendung der Methode doch im Auge behalten.

Anwendungsbereich der Probanden- und der Geschwistermethode. Wo wir einzelne Kranke erfassen und von diesen *aus* die Geschwister kennenlernen, da ist die Probandenmethode anzuwenden; wo wir alle Kinder und *unter* diesen auch die Kranken erfassen, da findet die Geschwistermethode Anwendung. Die Probandenmethode bearbeitet Individualauslesen, die Geschwistermethode Familienauslesen.

Formel der Probandenmethode. Ist die Probandenzahl einer Familie y_1, y_2, y_3 usw., so ist die Formel der Probandenmethode:

$$\frac{\Sigma y\,(x-1)}{\Sigma y\,(p-1)} = \frac{\Sigma x}{\Sigma p}.$$

Diese Formel stimmt mit der der Geschwistermethode überein, nur daß statt der Rezessivenzahl x die Probandenzahl y vor der Klammer steht.

Praktische Anwendung der Probandenmethode. Man entwirft sich eine Tabelle, ähnlich der auf S. 77, schaltet aber hinter der Spalte, die die Rezessivenzahl x angibt, eine Spalte ein, die die Probandenzahl y für jede Familie nennt. Die Tabelle sieht also so aus:

Fam. Nr.	Kinderzahl p	Rezessivenzahl x	Probandenzahl y	Geschwister der Probanden $y\,(p-1)$	Rezessive Geschwister der Probanden $y\,(x-1)$
1	7	2	1	6	1
2	6	1	1	5	—
3	8	3	1	7	2
usw.					
	Summe $= 68$	$\Sigma x = 20$		$\Sigma y\,(p-1) = 72$	$\Sigma y\,(x-1) = 13$

Die Reduktionsmethode.

In Fällen, wo sich aus den Aufzeichnungen über ein erbverdächtiges Merkmal, das in ähnlicher Weise wie das dieser Übung zugrunde liegende gewonnen ist, die Zahl der Probanden in den einzelnen Familien nicht feststellen läßt, läßt sich die Korrektur des Rezessivenüberschusses auf folgendem Annäherungswege durchführen:

In jeder Familie muß mindestens 1 Proband vorhanden sein; es ist aber möglich, vielleicht wahrscheinlich, daß auch mehr als 1 Proband in der einen und anderen Familie vorhanden ist; es ist aber nicht wahrscheinlich, daß alle Rezessiven Probanden waren. Wenn wir also in jeder Familie $y = 1$ setzen, so erhalten wir einen zu niedrigen Wert, wenn wir $y = x$ setzen, einen zu hohen. Zwischen beiden muß der wirkliche Wert liegen, der natürlich auch gleich einem der beiden Grenzwerte sein kann.

Praktische Anwendung der Reduktionsmethode. Da $y = 1$ ist, so ist $y(p-1) = p-1$ und $y(x-1) = x-1$. In jeder Familie wird also von der Kinderzahl und von der Rezessivenzahl je 1 abgezogen. Statt diese Subtraktion für jede Familie einzeln durchzuführen, zieht man einfach von der Summe aller Kinder und ebenso von der Summe aller rezessiven Kinder so viel ab, als Familien vorhanden sind, also bei zehn Familien die Zahl $10 \cdot 1 = 10$.

Fingiertes Beispiel:

Fam. Nr.	Kinderzahl p	Rezessivenzahl x
1		
2		
.		
.		
10		
	Summe = 58	$\Sigma x = 18$
	− 10	− 10
	$\Sigma y(p-1) = 48$	$\Sigma y(x-1) = 8$

Das wirkliche Rezessivenverhältnis wird also in diesem fingierten Beispiel $> \frac{8}{48}$ sein, aber kleiner als der mittels der Geschwistermethode aus dem Material errechnete Wert — oder jedenfalls nicht kleiner als der eine und nicht größer als der andere Wert.

Quellen- und Literaturnachweis.

I. Teil.

Übung 1. Für diese und die folgenden variationsstatistischen Übungen ziehe man für ausführlichere Belehrung zu Rate: W. Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 2. Aufl., Jena 1913 (3. Aufl. demnächst erscheinend) und A. Lang, Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900, Erste Hälfte, Jena 1914. (Der zweite Hauptteil behandelt auf rund 250 Seiten die Anfangsgründe der Biometrik der Variation und Korrelation.) Besonders auf ersterem Werke ruht auch unsere Darstellung. — Das Bohnenbeispiel stammt von Johannsen.

Übung 2—4. S. unter Übung 1.

Übung 5. Das Beispiel Quetelets ist Johannsen a. a. O. entnommen.

Übung 6. Das Beispiel ist F. Ludwig, Weiteres über Fibonaccikurven, Botanisches Zentralblatt, Bd. 68, 1896, entnommen. Vgl. ferner P. Vogler, Probleme und Resultate variationsstatistischer Untersuchungen an Blüten und Blütenständen. Jahrbuch der St. Gallischen Naturwissenschaftl. Gesellschaft, St. Gallen 1910.

Weiteres zu Übungszwecken geeignete Material findet man bei Johannsen a. a. O. und Lang a. a. O.; auch bei E. Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, 5. und 6. Aufl., Berlin 1922, und R. Goldschmidt, Einführung in die Vererbungswissenschaft, 4. Aufl., Leipzig 1923.

II. Teil.

Übung 7. Alle auf die Vererbungserscheinungen bei *Drosophila* bezüglichen Angaben in Th. H. Morgan, Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsche Ausgabe von H. Nachtsheim, Berlin 1921. Einige versuchstechnische Angaben stammen aus Morgan, Sturtevant, Muller und Bridges, The mechanism of Mendelian heredity. New York 1915.

Weiteres zu Übungszwecken geeignete Material in dem soeben erschienenen (von uns nicht mehr benutzten) Heft von Morgan, Sturtevant, Muller und Bridges, Laboratory directions for an elementary course in Genetics, New York 1923, das sich fast ausschließlich mit *Drosophila* beschäftigt.

Übung 8. Der Versuch stammt von Correns. Vgl. C. Correns, Die neuen Vererbungsgesetze, Berlin 1912, und ders., Zur Kenntnis einfacher mendelnder Bastarde, Sitzungsber. Preuß. Akad. der Wiss., phys.-math. Klasse, 1918.

Übung 9. Der Versuch ist abgeändert aus Stempell und Koch, Elemente der Tierphysiologie, Jena 1916, entnommen.

Übung 10. S. unter Übung 1.

Übung 11. Das Material stammt aus Baur a. a. O.; die Versuchspflanze ist das Löwenmaul (*Antirrhinum*).

Übung 12. Die Kreuzungsresultate Miß Durhams (1908) sind Lang a. a. O. entnommen.

Übung 13. Die Angaben zu Fall 3 sind K. Toyama, Studies on the hybridology of insects, Bull. of the College of Agriculture, Vol. VII, Tokyo 1906, entnommen. Das Versuchsobjekt zu Fall 4 ist der Stachelbeerspanner (*Abraxas grossulariata*) und seine hellfarbige Varietät *lacticolor;* die Versuchsergebnisse stammen von Doncaster und sind Baur a. a. O. entnommen.

Weiteres zu Übungszwecken geignete Material in den Lehrbüchern von Baur, Goldschmidt, Johannsen und Lang.

III. Teil.

Übung 14. Vgl. L. Plate, Vererbungslehre mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Leipzig 1913. — O. Hertwig, Das genealogische Netzwerk und seine Bedeutung für die Frage der monophyletischen oder der polyphyletischen Abstammungshypothese, Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 89, II. Abt., 1916.

Statt der auch von uns angewendeten Symbole für männliche und weibliche Personen findet man in Stammbaum-Darstellungen auch die Männer durch Quadrate, die Frauen durch Kreise bezeichnet, so daß sich die Darstellungsart der Abb. 36 *A* ergibt; in *B* und *C* sind Gatten und Kinder aufgezeichnet. Uns erscheint diese Darstellungsweise als unzweckmäßig.

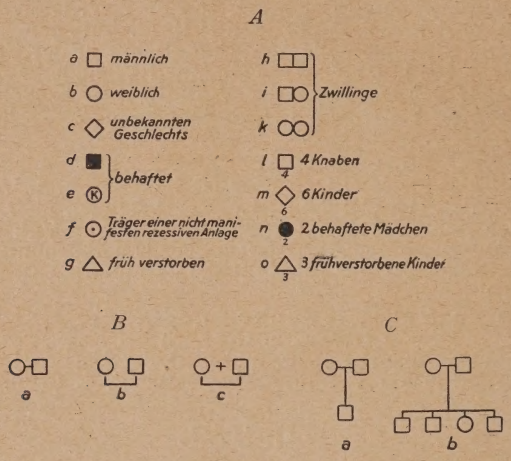


Abb. 36. (Erklärung im Text.)

Übung 15. Die beiden Stammbäume sind Ausschnitte aus einem größeren von Adolf Weil begonnenen und von seinem Sohne Alfred Weil weitergeführten Stammbaum, der fünf Generationen vollständig umgreift. Die Ehegatten bringt der Weilsche Stammbaum nicht; sie sind von uns hineingezeichnet. Die drei kranken Ausgangspersonen unserer Stammbäume sind Schwestern, die nebst einer gesunden Schwester und einem gesunden Bruder von einem kranken Vater abstammen. Den vollständigen Stammbaum s. bei A. Weil, Über die hereditäre Form des Diabetes insipidus, Deutsches Archiv für klinische Medizin, 93. Bd., 1908 oder bei G. Just, Ein Wort zu Weils Diabetes insipidus-Stammbaum, Arch. f. Rass. Gesellsch. biol. (in Bd. 15 erscheinend). (Der nach Weil aus Pick entnommene Stammbaum bei Plate a. a. O. ist fehlerhaft.) — Einmal findet sich in dem Stammbaum der Fall, daß eine mit einem gesunden Manne verheiratete gesunde Frau, die Tochter eines behafteten Mannes, unter ihren sieben Kindern ein krankes hat. — Die Anomalie ist eine das Allgemeinbefinden und die Lebensdauer in keiner Weise beeinträchtigende Form des Diabetes insipidus, die sich ausschließlich in außerordentlich großem Durst, reichlichster Flüssigkeitsaufnahme und stark gesteigerter Harnausscheidung äußert.

Die Bezeichnungen für die Ehekategorien stammen von V. Haecker (Zeitschr. ind. Abst. Vererbungslehre, Bd. 27, 1921).

Die — in sprachlicher Hinsicht allerdings praktischen — Bezeichnungen *DD, DR* und *RR* statt *AA, Aa* und *aa* haben wir in unserer Darstellung vermieden, halten es aber für wichtig, auf diese in der menschlichen Erblichkeitsterminologie vielfach gebräuchlichen Ausdrücke hinzuweisen.

Übung 16. Es handelt sich um die von H. Lundborg untersuchte Myoclonus-Epilepsie; s. Lundborg, Medizinisch-biologische Familienforschungen innerhalb eines 2232 köpfigen Bauerngeschlechtes in Schweden, Text und Atlas, Jena 1913.

Weiteres zu Übungszwecken geeignete Material in den Lehrbüchern von Baur-Fischer-Lenz, Grundriß der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene, Bd. 1: Menschliche Erblichkeitslehre, 2. Aufl., München 1923, Plate a. a. O., H. W. Siemens, Einführung in die allgemeine Konstitutions- und Vererbungspathologie, Berlin 1921.

Übung 17. Die Darstellung der Methoden W. Weinbergs stützt sich vielfältig auf dessen Arbeiten: Weitere Beiträge zur Theorie der Vererbung. 4. Über Methode und Fehlerquellen der Untersuchung auf Mendelsche Zahlen beim Menschen, Arch. f. Rass. Gesellsch. biol. Bd. 9, 1912 (hieraus unser Übungsbeispiel) und: Auslesewirkungen bei biologisch-statistischen Problemen, ebenda Bd. 10, 1913 (hierin die mathematische Begründung der Methoden). Vgl. auch G. Just, Der Nachweis von Mendel-Zahlen bei Formen mit niedriger Nachkommenzahl, Archiv f. mikr. Anat., Festschrift Hertwig, 1920, und ders., Wahrscheinlichkeit und Empirie in der Erblichkeitsstatistik, Biolog. Zentralblatt, 42. Bd., 1922.

Übung 18. Das Beispiel ist W. Weinberg, Weitere Beiträge zur Theorie der Vererbung. 5. Zur Vererbung der Anlage zur Bluterkrankheit mit methodologischen Ergänzungen meiner Geschwistermethode, Arch. f. Rass. Gesellsch. biol. Bd. 9, 1912, entnommen und bezieht sich auf Dementia praecox

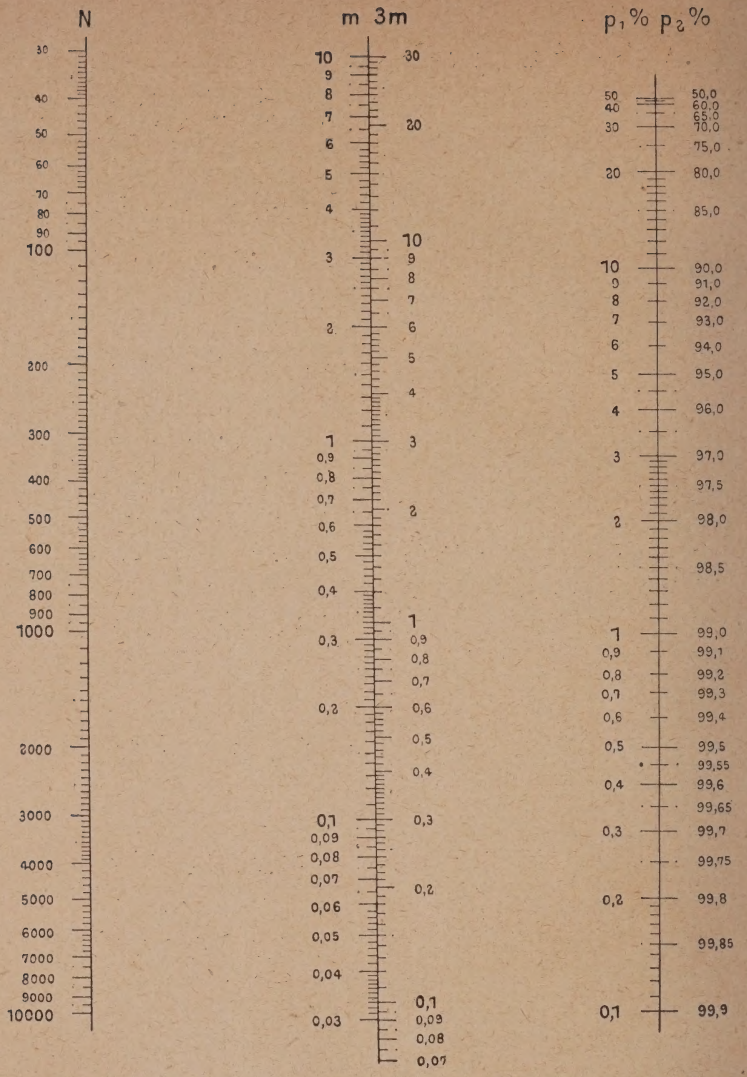


Abb. 37. Fluchtlinientafel zur Berechnung von mittleren Fehlern. (Nach H. Poll.) (Berechnung von Studienrat Dr. Schwerdt.)

Die Fluchtlinientafel ist nach den Regeln des graphischen Rechnens konstruiert. Sie besteht aus drei Linien. Die linke Linie bezieht sich auf die Zahl der In. dividuen (Fälle, Beobachtungen) und umgreift die Zahlen von $n = 30$ bis $n = 10\,000$. Die rechte Linie ist die Prozentlinie; an ihr stehen auf der linken Seite, von unten nach oben ansteigend, die Prozentwerte $p = 0$ bis $p = 50$, auf der rechten Seite, von oben nach unten fortlaufend, die — mit den linksstehenden Werten sich jeweils zu 100 ergänzenden — Werte von $p = 50$ bis $p = 100$. Die mittlere Linie endlich gibt die mittleren Fehler m an, links die Beträge des einfachen, rechts die des dreifachen mittleren Fehlers.

Benutzung. Man legt einen Papierstreifen oder zweckmäßiger ein Zelluloidlineal links an die betreffende Zahl n, rechts an die beobachtete Prozentzahl p; an der Stelle, wo die Verbindungslinie zwischen der n- und der p-Linie die m-Linie schneidet, liest man den Betrag für m bzw. $3\,m$ ab.

Register.

Abraxas 83.
Ahnentafel 62.
Aktinomorphie 50 f.
Albinismus 57, 58.
Alternative Variation 44.
Angenommener Mittelwert 11, 12, 18.
Antirrhinum 83.
Aszendenztafel 62.

Bastard 41, 42.
Bestäubung 40.
Binomialkurve 16, 22.
Blütenfarbe 61.
Bohne 7, 28, 83.
Brennnessel 40.

Dementia praecox 85.
Deszendenztafel 62.
Diabetes insipidus 84.
Dihybridität 55, 56, 57, 60.
Diskontinuierliche Variation 8, 32.
Diskordante Ehen 66.
Drosophila 32 f., 43, 47, 83.
Dominanz 37.
— beim Menschen 67, 69.

Ehekategorien 66, 68, 69, 84.
Einfarbigkeit 57.
Epistase 60.
Erbformel 37.

Fluchtlinientafel 49, 86.
Fruchtfliege s. *Drosophila*.

Galtonkurve 22.
Ganzzahlige Variation 8.
Gen 42.
Genealogisches Netzwerk 63, 84.
Genotypus 22.
Geschlechtschromosomen 38.
Geschlechtsgebundenheit 38, 61.
Geschwistermethode 72 f., 77, 81.
— Formel 76.
Glasperlen 42.

Heterogametie 61.
Heterozygotie 37, 41, 42.
Hochgipfeligkeit 24.
Homozygotie 37, 41.
Hypostase 60.

Kastration 40.
Konkordante Ehen 66.
Kontinuierliche Variation 7, 8, 32.
— — beim Menschen 31.
Kornblume 32.
Kreuzungsanalyse 32.

Löwenmaul 83.

Maus 57.
Mehrgipfeligkeit 24.
Mendel-Versuch 32, 40.
Mendel-Zahlen-Prüfung 43, 53.
— — Formeln 48, 49.
— — Schemata 56.
Mensch 21, 62 f.
Mischerbigkeit 37, 41, 42.
Mittelwert 9, 10, 18, 45.
— angenommener 11, 12, 18.
Mittlerer Fehler einer Differenz 31.
— — des Mittelwertes 24 f.
— — — — Formel 26.
— — — — bei alternativer Variation 44, 47, 71, 86.
— — — — — — — Formeln 47, 48, 49.
— — — — als Vergleichsmittel 28.
Modifikation 22.
Modulus 49, 53, 55.
Monohybrider Erbgang beim Menschen 67, 69.

Netzwerk, genealogisches 63, 84.

Pflaumenkerne 7, 28.
Population 23.
Proband 62, 78.
Probandenmethode 77, 81.
— Formel 81.

Randblütenzahl 32.
Reduktionsmethode 81, 82.
Reinerbigkeit 37, 41.
Rezessivenüberschuß 72, 73.
Rezessiver Erbgang beim Menschen 67, 69.
Rezessivität 37.
Rotäugigkeit 32 f.

Scheckigkeit 57, 58.
Schiefheit 23, 32.
Schubleere 7.
Seidenspinner 59.
Spaltungsgesetz 37.
Spaltzahlen 49.
— Schemata 56.
Stachelbeerspanner 83.
Stammbaum 62.
— Analyse 65.
— Bezeichnungen 63, 84.

Streuung 14 f., 21, 27.
— Formeln 17, 18.
— bei alternativer Variation 45.
— — — — Formel 45.

Überspringen von Generationen 68.
Urtica 40.

Variabilität 8.
Variantenklassen 8, 11.
Variation, alternative 44.
— diskontinuierliche 8, 32.
— kontinuierliche 7, 8, 32.
— — beim Menschen 31.
Variationsanalyse 7.
— -breite 8, 15.
Variationsformel 9.
— -grenzen 9, 14.
— -kurve, binomiale 15, 16, 22
— -polygon 9, 15, 32.
Verwandtenehen 71.

Weinberg 73, 85.
Weißäugigkeit 32 f.

X-Chromosom 38.

Zufall 22, 37, 42.
Zufallsapparat 21.
— -kurve 22.
Zygomorphie 50 f.

Author Just, Günther
Biol. J.
210389
Title Praktische Übungen zur Vererbungslehre.

University of Toronto Library

DO NOT REMOVE THE CARD FROM THIS POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU